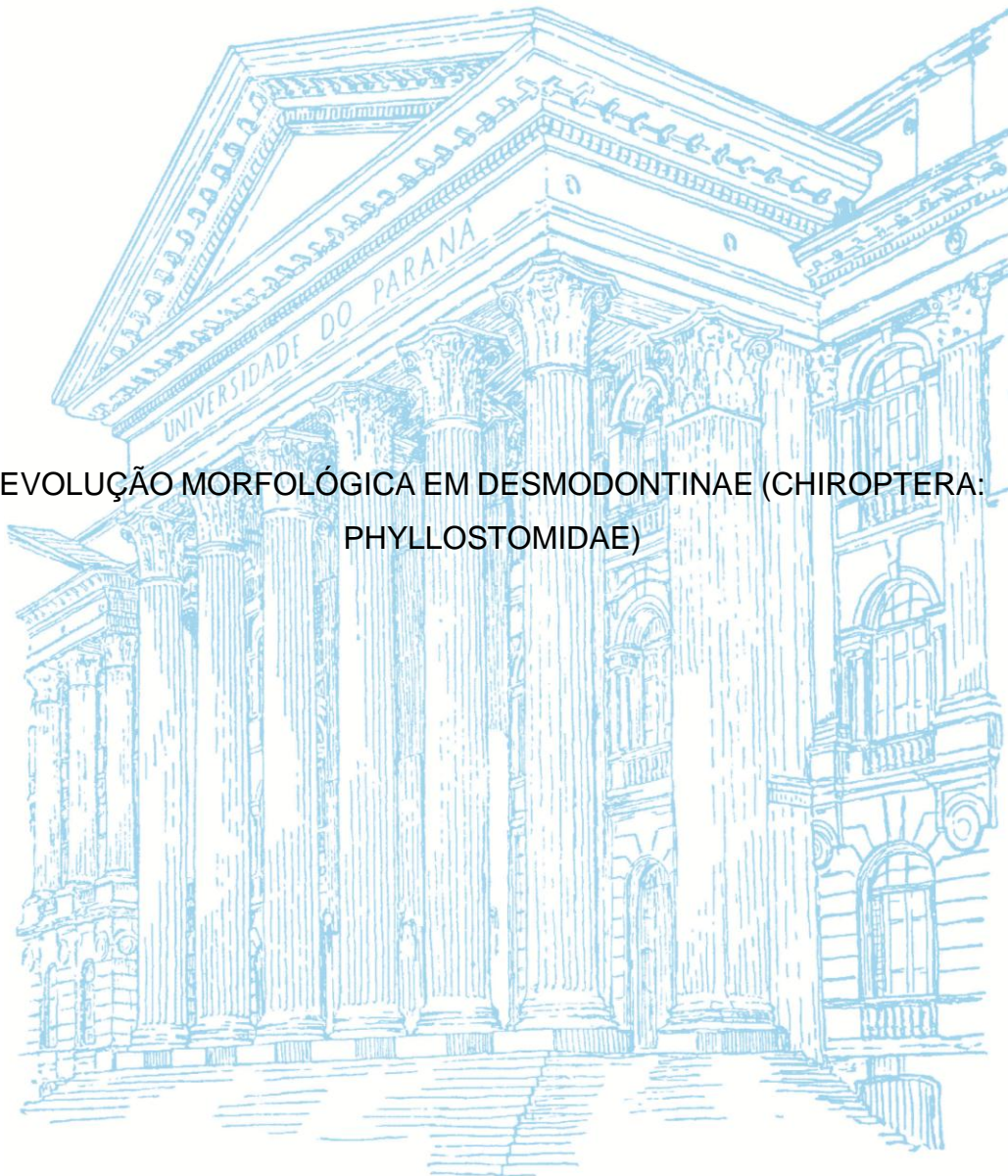


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

POLLYANA PATRICIO COSTA

EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA EM DESMODONTINAE (CHIROPTERA:  
PHYLLOSTOMIDAE)



CURITIBA

2015

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

POLLYANA PATRICIO COSTA

EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA EM DESMODONTINAE (CHIROPTERA:  
PHYLLOSTOMIDAE)

Tese apresentada ao Programa de  
Pós-Graduação em Zoologia, Setor de  
Ciências Biológicas da Universidade  
Federal do Paraná, como requisito  
parcial à obtenção do título de Doutora  
em Ciências Biológicas – Zoologia.

Orientador: Dr. Marcio R. Pie

CURITIBA

2015



Ministério da Educação  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
Setor de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Zoologia



## **TERMO DE APROVAÇÃO**

***Pollyana Patricio Costa***

### **"Evolução Morfológica em Desmodontinae (Chiroptera: Phyllostomidae)"**

Tese aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Doutora em Zoologia, do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela seguinte Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Márcio Roberto Pie  
Orientador

Prof. Dr. Crisóforo Fabricio Villalobos  
Camacho - UFG

Prof. Dr. Leandro Rabello Monteiro  
Membro Externo - UENF

Prof. Dr. Marcos Soares Barbeitos  
Membro Interno - UFPR

Prof. Dr. Mauricio Osvaldo Moura  
Membro Interno - UFPR

Curitiba, 18 de maio de 2015.

Programa de Pós-Graduação em Zoologia/UFPR  
Setor de Ciências Biológicas  
Caixa Postal 19020 - CEP 81531-980 - Curitiba - Paraná  
Telefone/FAX +55 (0\*\*41) 3361-1641

## SUMÁRIO

<b>Capítulo 1: Regras de Bergmann e de Rensch: peculiaridades da evolução do tamanho de corpo em Desmodontinae (Chiroptera: Phyllostomidae).....</b>	<b>1</b>
RESUMO.....	2
ABSTRACT .....	3
INTRODUÇÃO.....	4
JUSTIFICATIVA.....	10
OBJETIVOS .....	11
MATERIAL E MÉTODOS .....	12
RESULTADOS .....	15
DISCUSSÃO .....	22
CONCLUSÃO.....	27
REFERÊNCIAS .....	28
ANEXOS.....	35
<b>Capítulo 2: Variação morfológica de <i>Desmodus rotundus</i> ao longo da América Latina.....</b>	<b>64</b>
RESUMO.....	65
ABSTRACT .....	66
INTRODUÇÃO.....	67
JUSTIFICATIVA.....	72
OBJETIVOS .....	73
MATERIAL E MÉTODOS .....	74
RESULTADOS .....	82
DISCUSSÃO .....	92
CONCLUSÃO.....	97
REFERÊNCIAS .....	98
ANEXOS.....	106
EPÍLOGO.....	107
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>108</b>

## AGRADECIMENTOS

Ao **meu orientador Dr. Marcio R. Pie** por esses quase sete anos de parceria, ensinamentos, diálogo e amizade.

A **minha co-orientadora Dra. Ana Carolina Carnaval** por me acolher em seu laboratório na City University of New York. Agradeço também pela cumplicidade, pela sua ajuda e pelo seu constante bom humor.

Ao **Programa de Pós-Graduação em Zoologia** da UFPR, em especial aos coordenadores Maria Angélica Haddad e Marcio R. Pie e secretária Vanessa.

Aos **professores da banca** que aceitaram o convite para a defesa de tese: Dr. Maurício O. Moura, Dr. André A. Padial, Dr. Marcos Barbeitos, Dr. C. Fabrício Villalobos e Dr. Leandro R. Monteiro.

Aos **curadores, managers, técnicos e colegas das coleções visitadas** (AMNH, FMNH, NMNH, MZUSP, DZUP, MHNCI, MLP e MACN) que me acomodaram e permitiram que eu passasse dias, semanas e até meses de trabalho em cima de gavetas e vidros de morcegos. Admiro profundamente o trabalho de vocês.

Aos **amigos do PieLab** (Laboratório de Dinâmica Evolutiva e Sistemas Complexos) pelos inúmeros momentos de descontração, pela companhia diária, pela troca de experiências, ajudas e discussões. Principalmente à Gabriela Decker (!!!!!), Patrícia Ströher, Viviane Deslandes e minha querida estagiária Raquel Divieso.

Aos **amigos do CarnavalLab** (Ivan Prates, Zoe Spanos, Danielle Riveira, Barbara Rizzo, Maria Strangas, Ivandy, Eric Waltari) pela simpatia, risadas, dancinhas, companhia e por me acolherem com carinho. *I really hope to see you guys again someday, xoxo.*

Aos **amigos “newyorkers”** da CUNY e AMNH que fizeram meus seis meses em New York bem mais *funny*. Aninha Pavan, Silvia Pavan, Ivan Prates, Pedro Peloso, Miguel Pinto, Paúl Velazco e Vanina Fernandez. Obrigada pelas discussões biológicas (morcegos, ratos, sapos, filogenias, morfometrias etc) e pela constante e amável companhia e amizade.

Aos **inúmeros amigos biólogos e não-biólogos** pela amizade, amor, carinho, incentivo, força, desabafos, risadas, ajudinhas. Obrigada por realmente serem como uma família pra mim e por me fazerem sentir tão amada. *“Abençoados os que possuem amigos, os que os têm sem pedir.”*

A **minha família** que sempre acreditou em mim e no meu trabalho e por me apoiar nas minhas escolhas e meus sonhos. Além de todo amor, carinho e educação

dedicados. *“Se pela genética metade de cada um de vós sou, as outras metades ainda lhes devo pelo amor devotado”.*

À **CAPES** pelo auxílio através da bolsa de doutorado no Brasil e no exterior.

Aos **morcegos** pela destreza, importância ecológica, capacidade cognitiva e plasticidade que despertaram em mim admiração, curiosidade e amor.

*“Pelos caminhos que ando  
um dia vai ser  
só não sei quando.”*

(Paulo Leminski)

## PRÓLOGO

A variação morfológica dentro e entre as populações de qualquer espécie é resultado da história evolutiva e fatores ecológicos atuando ao longo do tempo. Compreender como essa variação fenotípica está relacionada com as variações ambientais tem sido uma das principais finalidades da Biologia Evolutiva há mais de um século. Investigar a variação fenotípica numa escala microevolutiva é um início para compreender a adaptação aos processos seletivos específicos e a ação da seleção natural durante a especiação. Mas quão rapidamente pode ocorrer a evolução de uma espécie na natureza? E quais seriam os fatores ecológicos e evolutivos responsáveis pela diversificação morfológica das espécies? As diversidade ecológica e climática, além do isolamento das linhagens, podem resultar em altos valores de diversidade biológica, mesmo em macroescalas. Entretanto, a lacuna sobre a biologia e ecologia da grande maioria dos táxons e a escassez metodológica limita os progressos no nível evolutivo, principalmente numa ampla escala geográfica.

Os morcegos hematófagos, comumente conhecidos como morcegos-vampiros, pertencem à Subfamília Desmodontinae, Família Phyllostomidae, e compartilham uma série de adaptações fisiológicas, morfológicas e comportamentais ao hábito sanguívoro. Embora endêmicas do Novo Mundo, as espécies *Desmodus rotundus*, *Diphylla ecaudata* e *Diaemus youngi* possuem diferentes graus de abundância entre eles ao longo do Neotrópico. Por serem alvo de diversos mitos e crenças, os morcegos-vampiros há muito tempo têm sido lembrados pela humanidade. Todos estes fatos os levaram a possuírem histórias de vida e ecologia bem conhecidas, sobretudo em *D. rotundus*. E, aqui, foram utilizados como objetos de estudo.

A partir de técnicas modernas de Morfometria Geométrica e biometria e de Análise Espacial, esta tese tem como objetivo principal identificar, descrever e quantificar a variação de forma e tamanho dos morcegos-vampiros, atrelando-a com padrões e processos em escalas taxonômica, espacial e temporal.



## RESUMO GERAL

Compreender como a variação morfológica está relacionada com as variações ambientais têm sido uma das principais finalidades da Biologia Evolutiva há mais de um século. Diversidade ecológica e climática, além do isolamento das linhagens, podem resultar em grandes graus de diversidade biológica, seja em micro ou macroescalas. Muitos organismos apresentam variações clinais de tamanho de corpo, as quais exibem respostas a gradiente ambientais e geográficos. Alguns padrões biogeográficos, ainda, demonstram a capacidade das espécies em adaptar às condições abióticas flutuantes e ressaltam a forte seleção imposta pelo ambiente. A Regra de Bergmann, o mais conhecido desses padrões, sugere que o tamanho do corpo dos animais aumenta com o aumento da latitude e, portanto, em ambientes mais frios. Já a Regra de Rensch, trata da correlação positiva ou negativa entre o tamanho do corpo e o dimorfismo sexual. Assim, sabendo-se que gradientes ambientais e geográficos são importantes na ecologia das espécies, o Capítulo 1 teve como objetivo principal identificar e descrever possíveis padrões geográficos e históricos no tamanho do corpo de morcegos-vampiros (Família Desmodontinae), em resposta às diferenças ambientais, permitindo a compreensão de aspectos ecológicos e evolutivos das espécies. Para tanto, aplicou-se ferramentas de georreferenciamento e biometria, sendo que o tamanho do antebraço foi utilizado como representante do tamanho do corpo. O tamanho do antebraço dos morcegos-vampiros apresentou variação morfológica ao longo da distribuição das espécies. *Diphylla ecaudata* apresentou tamanho de antebraço condizente com o descrito na literatura, onde machos e fêmeas têm tamanhos semelhantes ao longo da distribuição amostrada. Em *Diaemus youngi*, fêmeas apresentam antebraços maiores do que machos, ao contrário do que havia sido descrito na literatura. Já em *Desmodus rotundus*, o tamanho do antebraço variou extremamente, sendo menor em baixa latitude e maior em direção aos pólos, corroborando com a Regra de Bergmann. Além disso, machos e fêmeas de *D. rotundus* apresentam padrões semelhantes de tamanho de corpo ao longo do neotrópico, embora fêmeas sejam sempre maiores que os machos, portanto não sustentando a Regra de Rensch. É provável que o dimorfismo sexual de tamanho seja resultante das diferenças ecológicas entre machos e fêmeas. Sazonalidade de Temperatura (bio4) foi a variável bioclimática de maior importância para as três espécies de Desmodontinae, podendo refletir não só no tamanho do corpo dos indivíduos, mas principalmente em delimitar a distribuição norte-sul das espécies. As medidas médias de tamanho de antebraço dos machos de *D. rotundus* tiveram aumento de 2.53 milímetros (cerca de 4.4%) ao longo de 120 anos de indivíduos amostrados. Apesar disso, os resultados não detectaram um momento no tempo evolutivo analisado que marcasse a distinção exata na variação do tamanho do corpo. Mas mesmo assim, o processo de introdução de animais de criação ao longo da Região Neotropical trouxe maior disponibilidade de alimento e pode ter atuado como uma pressão seletiva que levou a um aumento no tamanho do corpo destes machos de *D. rotundus*. Já no Capítulo 2, integramos dados de diversidade morfológica com dados ambientais para investigar como o ambiente modela a evolução morfológica do morcego-vampiro-comum (*Desmodus rotundus*) ao longo da América Latina. Descritores de morfometria geométrica foram utilizados para avaliar e quantificar a variação morfológica de tamanho e forma, sendo que o crânio foi utilizado como um representante para o tamanho do corpo. Para entender os padrões espaciais nos dados, foram feitas análises espaciais (PCA, Correlação Linear, Regressão Linear e Seleção de Modelos) a partir de 21 variáveis bioclimáticas para inferir os processos ecológicos e evolutivos, controlando os resíduos de autocorrelação espacial. Por fim, uma *Phylogenetic Generalized Least-Squared* – PGLS foi testada para inferir se o padrão morfológico encontrado era uma consequência do padrão ambiental predito. Um total de 1266 espécimes de *D. rotundus* foram analisados, distribuídos ao longo de praticamente toda a distribuição geográfica da espécie. A variável de tamanho (tamanho do centroide) apresentou dimorfismo sexual, sendo  $3,53\text{mm} \pm 1,38$  para fêmeas e  $3,48\text{mm} \pm 1,33$  para machos. Após a Análise Generalizada de Procrustes e PCA, os PC1, PC2 e PC3, os quais explicaram juntos 62,16% (vista ventral) e 65,05% (vista dorsal) a variação de forma, sendo que o dimorfismo

sexual foi discreto. Vistas dorsal e ventral apresentaram diferentes resultados, evidenciando que haja uma integração morfológica desigual entre as diferentes regiões do crânio do organismo, provavelmente de acordo com a função ecomorfológica exercida por cada uma destas regiões. O PC1, atribuído essencialmente à variação alométrica, evidenciou alongamento do crânio em direção à região posterior na região inter-orbital na vista dorsal; enquanto que em vista ventral é mais curto na região posterior. Já o PC2, apresentou direção e intensidade de variação semelhantes entre as vistas. Nas análises espaciais, as variáveis bioclimáticas que ofereceram melhores suportes relativos aos dados e, por isso, foram então utilizadas para inferências sobre o padrão ecológico estudado foram bio3 (Isotermalismo) e bio6 (Temperatura mínima no mês mais frio). Ambas variáveis corroboram fortemente com a literatura a qual assume a importância da temperatura mínima para a ocorrência geográfica da espécie. Variáveis bioclimáticas que tratam de pluviosidade, evapotranspiração e cobertura vegetal não foram significantes. Na análise de PGLS, o modelo de evolução Ornstein-Uhlenbeck (OU) foi o modelo que melhor se ajustou ao padrão encontrado, frente ao modelo mais simples, o Movimento Browniano (BM). O modelo OU assume seleção estabilizadora, a qual normalmente está envolvida a um caráter que exige restrições, como a capacidade de voar. Assim, este estudo contribuiu para a compreensão dos fatores ecológicos e evolutivos atuantes na morfologia em Desmodontinae, numa escala mais microevolutiva. Além de dar início à compreensão da adaptação aos processos seletivos específicos e a ação da seleção natural durante a especiação no grupo. Contudo, estes resultados são apenas um passo para revelar potenciais mudanças temporais passadas e futuras sobre a morfologia das espécies, inclusive em resposta às mudanças climáticas.

**Palavras-chave:** Tamanho do corpo. Variação morfológica. Variação geográfica. Variação Temporal. Gradiente latitudinal. Dimorfismo sexual de tamanho. Modelo de Evolução. Processo Ornstein-Uhlenbeck.

## ABSTRACT

Understanding about how morphological variation is related with environmental variations is one of central aim of Evolutionary Biology. Ecological diversity and climate diversity, in addition to isolation of lineages, can results in high biological diversity, in micro or macroscale. Many organisms exhibit clinal variation in body size as a response to environmental and geographical gradients. Indeed, some biogeographical patterns are indicative of species' capabilities of adaptation to fluctuating abiotic conditions, which evidence the strong selection pressure imposed by the environment. Bergmann's Rule, the best biogeographical pattern known, suggests that body size increases with latitude and, thus, with colder temperatures. Rensch's Rule, in turn, explains correlation, either negative or positive, between body size and sexual dimorphism. So, given that environmental and geographical gradients are crucial for the ecology of species, the Chapter 1 aims to identify and characterize potential geographical and historical patterns of body size in vampire bats (Desmodontinae), in response to environmental variation, understanding of ecological and evolutionary aspects of species. Georeferencing and biometric tools were used to approach this question. We recognized variation in forearm size of vampire bats across the species' distribution. We found a consistent pattern of forearm's size in *Diphylla ecaudata* with the literature, where males and females have similar sizes over the sampled distribution. In *D. youngi* females have longer forearms than males, as opposed to what have been showed in the literature. In *Desmodus rotundus*, on the other hand, forearm size variability was enormous, with smaller sizes found in low latitudes, and an increase in size towards the poles, a pattern accordant with Bergmann's Rule. Furthermore, our findings about the body size of *D. rotundus* over the Neotropics do not support Rensch's Rule, as both males and females sampled showed similar body size patterns, even though females were always overall larger than males. Sexual dimorphism in body size is likely a result of ecological differences between males and females. For all three species of Desmodontinae studied here, temperature seasonality (bio4) was the most important bioclimatic variable, which had effects not only on body size, but also on the north-south distribution of species. We sampled individuals of *D. rotundus* over an interval of 120 years, and we found out that the average measurements of male forearms had an increase of 2.53 mm (approximately 4.4%) during that period. Nevertheless, it was not possible to infer the exact evolutionary time where significant differences in body size occurred. An explanation for the average increase in body size of *D. rotundus* males might be the introduction of domesticated animals to the Neotropical region, which resulted in an increase in food availability for these bats. In Chapter 2, we integrate morphological diversity data with environmental data to investigate how the environment shapes the morphological evolution of the common vampire bat throughout Latin America. Geometric morphometric descriptors were used to evaluate and quantify the morphological change in size and shape, with the skull used as a proxy for body size. To understand the spatial patterns in the data, spatial analyses were made (PCA, linear correlation, linear regression and model selection) from 21 bioclimatic variables to infer the ecological and evolutionary processes, controlling for spatial autocorrelation. Finally, a phylogenetic generalized least-squared - PGLS was tested to infer whether the morphological pattern found was a consequence of the predicted environmental standards. A total of 1266 specimens of *D. rotundus* were examined, distributed over almost the entire geographical distribution of the species. The size variable (centroid size) showed sexual dimorphism, with  $3.53\text{mm} \pm 1.38$  for females and  $3.48\text{mm} \pm 1.33$  for males. Both the generalized procrustes analysis and the PCA showed no discrepant sexual dimorphism, and the PC1, PC2 and PC3 combined explained 62.16% (ventral view) and 65.05% (dorsal view) of the variation of shape. Dorsal and ventral views pointed out different results, showing that there is an uneven morphological integration between different parts of the body, according to the function performed by this region. The PC1, primarily attributable to the allometric variation, showed skull stretching toward the posterior region on the inter-orbital area in dorsal view, while in ventral view the skull is shorter in the posterior region. On the other hand, PC2 presented direction and intensity with similar variation in both views. In

the spatial analysis, the bioclimatic variables that offered the best fit for the data and, therefore, were used in inferences about the ecological pattern studied, were Bio3 (isothermality) and bio6 (minimum temperature in the coldest month). Both variables strongly corroborate the literature, which takes the importance of minimum temperature for the geographical distribution of species into account. Bioclimatic variables that deal with rainfall, evapotranspiration and vegetation cover were not significant. In the PGLS analysis, Ornstein-Uhlenbeck (OU) was the model of evolution that best fit the pattern found, which was better fitted than the simplest model, the Brownian Motion (BM). OU model assumes stabilizing selection, which is normally involved with a character that requires restrictions, such as the ability to fly. In this sense, investigating the morphological variation of *D. rotundus* in a more microevolutionary scale is the basis to understanding adaptation to specific selection processes and the action of natural selection during speciation. Moreover, it is an important step to assess possible past and future temporal changes in the morphology of the species, even in response to climate change.

**Keywords:** Body size. Morphological variation. Geographical variation. Temporal variation. Latitudinal gradients. Sexual Size Dimorphism. Evolution Model. Ornstein-Uhlenbeck process.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

### CAPÍTULO 1

**FIGURA 1: Modelo de regressão da estimativa da alometria no dimorfismo sexual do tamanho.** Adaptado de Fairbairn (1997).....7

**FIGURA 2: Mapa das localidades amostradas dos espécimes de Desmodontinae cujo antebraço foi mensurado.** Em azul, *Diaemus youngi*; em vermelho *Diphylla ecaudata*; e em verde *Desmodus rotundus*. Escala: 400km.....16

**FIGURA 3: Dispersão do tamanho do antebraço de Desmodontinae ao longo do grau latitudinal da América Latina.** Fêmeas representadas em vermelho e machos em azul. O grau de nitidez dos pontos evidencia o tamanho da amostra para os dados de latitude e tamanho de antebraço. Tamanho do antebraço expresso em milímetros.....18

**FIGURA 4: Regressão Linear do tamanho do antebraço de *Desmodus rotundus* e a relação com a latitude (em números absolutos).** Fêmeas representadas em vermelho e machos em azul. O grau de nitidez dos pontos evidencia o tamanho da amostra para os dados de latitude e tamanho de antebraço. Tamanho do antebraço expresso em milímetros.....18

**FIGURA 5: Regressão por Eixo Principial Reduzido (RMA) do tamanho de antebraço em machos em relação ao tamanho do antebraço em fêmeas.** A linha vermelha representa o modelo isométrico de tamanho.....19

**FIGURA 6: Espécime de *Desmodus rotundus* (ID: 14571) coletado em 1899 na cidade de Bonda – Colômbia – e depositado no American Museum of Natural History (AMNH).** Fotografia um dos indivíduos mais antigos dentre os mensurados. ....20

### CAPÍTULO 2

**FIGURA 1: Fotografias digitais de *Desmodus rotundus* nas vistas dorsal (p=16), lateral (p=18) e ventral (p=16).** Escala 1.0cm. ....75

**FIGURA 2: Localização dos registros de ocorrência espacialmente únicos amostrados dos espécimes de *Desmodus rotundus*.** Escala: 400km.....82

**FIGURA 3: Boxplot do dimorfismo sexual do tamanho do centroide dos crânios de *D. rotundus* (vista ventral).** As caixas e as linhas verticais representam, respectivamente, a média e desvio padrão, incluindo os indivíduos atípicos ("outliers").....83

**FIGURA 4: Percentual de variância explicada por cada componente principal dos espécimes de *Desmodus rotundus*. Vista dorsal e ventral.....84**

**FIGURA 5: Variação morfológica do crânio de *Desmodus rotundus*, a partir da redução da dimensionalidade gerada por Análise de Componentes Principais.** Os componentes principais 1 e 2 foram os que apresentam a maior variação nos dados. Sendo F=fêmea, M=macho e NI=sexo não-identificado.....84

**FIGURA 6: Variação na forma do crânio de *Desmodus rotundus*.** Visualização do vetor da intensidade e direção da variação de forma a partir do gráfico de “lollipop” e a partir da grade de deformação. PC1 e PC2 representam os componentes principais que apresentam a maior variação nos dados. Score 0.1.....85

**FIGURA 7: Análise de Componentes Principais, baseada numa matriz de correlação, das variáveis bioclimáticas de temperatura, pluviosidade, potencial de evapotranspiração e grau de cobertura vegetal nas localidades amostradas dos espécimes de *Desmodus rotundus* cujo tamanho e forma do crânio foi mensurado.** Os eixos de PC1 e PC2 representam os scores das variáveis bioclimáticas bio1 a bio19, AET e NDVI.....86

**FIGURA 8: Mapa dos resíduos da Regressão Linear das variáveis bioclimáticas mais significativas.** Bio3, bio4, bio6, bio14, bio15 e bio17 representam as variáveis bioclimáticas. Cores quentes representam valores altos e cores frias representam valores baixos das variáveis.....88

**FIGURA 9: Correlograma espacial das variáveis bioclimáticas em relação à variável resposta morfológica (forma e tamanho), através do I de Moran.** TC representa o tamanho do centroide (variação de tamanho) e PC1, PC2 e PC3 os componentes principais que explicam a maior variação dos dados de forma (variação de forma). Consistindo de 4999 aleatorizações.....89

**FIGURA 10: Cladogramas de áreas para *Desmodus rotundus*, baseada em dados moleculares.** À esquerda, reconstrução filogenética a partir de haplótipos de mtDNA (Martins *et al.*, 2009). À direita, proposta de cladograma a partir dos mesmos haplótipos de mtDNA, no entanto, utilizando as áreas do *World Wildlife Found*. Comprimento de ramo estimado a partir da divergência filogenética dos clados.....90

## LISTA DE TABELAS

**TABELA 1: Número de indivíduos analisados em cada espécie de morcego-vampiro nas coleções científicas visitadas.** *Diphylla ecaudata*, *Diaemus youngi* e *Desmodus rotundus*.....15

**TABELA 2: Tamanho de corpo de Desmodontinae mensurado a partir do tamanho do antebraço.** *Diphylla ecaudata*, *Diaemus youngi* e *Desmodus rotundus*. “N” representa o tamanho da amostra e “Média” a média com desvio padrão incluído. Medidas em milímetros.....19

**TABELA 3: Regressão linear da contribuição das variáveis ambientais preditoras do tamanho do antebraço em Desmodontinae.** *Diphylla ecaudata*, *Diaemus youngi* e *Desmodus rotundus*. “ $r^2$ ” coeficiente de regressão, “F” o valor da significação do modelo e “P” a probabilidade.....17

**TABELA 4: Variação temporal dos tamanhos de antebraços em Desmodontinae.** *Diphylla ecaudata*, *Diaemus youngi* e *Desmodus rotundus*. “Média” representa média aritmética seguida do desvio padrão, “N” o tamanho da amostra e tamanho do antebraço em milímetros.....20

**TABELA 5: Regressão Múltipla para análise da variação temporal dos tamanhos de antebraços em Desmodontinae.** *Diphylla ecaudata*, *Diaemus youngi* e *Desmodus rotundus*. “ $R^2$ ” representa a porcentagem da variação das variáveis Tamanho do Antebraço (em milímetros) e Latitude (em números absolutos) e “P” a probabilidade....21

## CAPÍTULO 2

**TABELA 1: Número de indivíduos analisados de morcego-vampiro nas coleções científicas visitadas.** .....82

**TABELA 2: Regressão Linear das variáveis bioclimáticas de temperatura, pluviosidade, potencial de evapotranspiração e grau de cobertura vegetal nas localidades amostradas dos espécimes de *Desmodus rotundus* cujo tamanho e forma do crânio foi mensurado.** Bio3, bio4, bio6, bio14, bio 15 e bio17 representam aquelas variáveis bioclimáticas que melhor representaram a variação dos dados. CN=Condition Number, VIF=Variance Inflation Factor, P=probabilidade, TC=tamanho do centroide (variação de tamanho) e PC1, PC2 e PC3 os componentes principais que explicam a maior variação dos dados de forma (variação de forma).....87

**TABELA 3: Seleção de Modelos das variáveis bioclimáticas mais significativas na Regressão Linear.** CN=Condition Number,  $r^2$ =coeficiente de determinação,  $\Delta AIC_c$ =delta do critério de Akaike corrigido, TC=tamanho do centroide (variação de tamanho)

e PC1, PC2 e PC3 os componentes principais que explicam a maior variação dos dados de forma (variação de forma).....87

**TABELA 4: Correspondência entre as matrizes de variação geográfica, ecológica, morfológica (tamanho e forma) e molecular, através do Teste de Mantel.** p=probabilidade de significância e r=coeficiente de correlação.....90

**TABELA 5: Método Filogenético de Mínimo Quadrados Generalizados (PGLS – *Phylogenetic Generalized Least Squares*) da variação morfológica (forma e tamanho) predita pelas variáveis bioclimáticas.** PC1+PC2+PC3=forma do crânio, TC=tamanho do centroide do crânio, BM=Movimento Browniano, OU=Ornstein-Uhlenbeck, SE=erro padrão, t=estatística t, p=probabilidade. \*Valores corrigidos de Delta após *likelihood ratio test*.....91



**Capítulo 1: Regras de Bergmann e de Rensch: peculiaridades da evolução do tamanho de corpo em Desmodontinae (Chiroptera: Phyllostomidae).**

P. PATRICIO-COSTA<sup>1</sup> & M. R. PIE<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Dinâmica Evolutiva e Sistemas Complexos, Universidade Federal do Paraná,  
Curitiba, Brasil.

## RESUMO

Muitos organismos apresentam variações clinais de tamanho de corpo, as quais exibem respostas a gradiente ambientais e geográficos. Alguns padrões biogeográficos, ainda, demonstram a capacidade das espécies em adaptar às condições abióticas flutuantes e ressaltam a forte seleção imposta pelo ambiente. A Regra de Bergmann, o mais conhecido desses padrões, sugere que o tamanho do corpo dos animais aumenta com o aumento da latitude e, portanto, em ambientes mais frios. Já a Regra de Rensch, trata da correlação positiva ou negativa entre o tamanho do corpo e o dimorfismo sexual. Assim, sabendo-se que gradientes ambientais e geográficos são importantes na ecologia das espécies, este estudo teve como objetivo principal identificar e descrever possíveis padrões geográficos e históricos no tamanho do corpo de morcegos-vampiros (Família Desmodontinae) em macroescala. Além disso, buscou-se identificar se há correspondência entre o dimorfismo sexual e as respostas às diferenças ambientais, permitindo a compreensão de aspectos ecológicos e evolutivos das espécies. Para tanto, utilizou-se ferramentas de georreferenciamento e biometria. O tamanho do antebraço dos morcegos-vampiros apresentou variação morfológica ao longo da distribuição das espécies. *Diphylla ecaudata* apresentou tamanho de antebraço condizente com o descrito na literatura, onde machos e fêmeas têm tamanhos semelhantes ao longo da distribuição amostrada. Em *D. youngi*, fêmeas apresentam antebraços maiores do que machos, ao contrário do que havia sido descrito na literatura. Já em *Desmodus rotundus*, o tamanho do antebraço variou extremamente, sendo menor em baixa latitude e maior em direção aos pólos, corroborando com a Regra de Bergmann. Além disso, machos e fêmeas de *D. rotundus* apresentam padrões semelhantes de tamanho de corpo ao longo do neotrópico, embora fêmeas sejam sempre maiores que os machos, portanto não sustentando a Regra de Rensch. É provável que o dimorfismo sexual de tamanho seja resultante das diferenças ecológicas entre machos e fêmeas. Sazonalidade de Temperatura (bio4) foi a variável bioclimática de maior importância para as três espécies de Desmodontinae, podendo refletir não só no tamanho do corpo dos indivíduos, mas principalmente em delimitar a distribuição norte-sul das espécies. As medidas médias de tamanho de antebraço dos machos de *D. rotundus* tiveram aumento de 2.53 milímetros (cerca de 4.4%) ao longo de 120 anos de indivíduos amostrados. Apesar disso, os resultados não detectaram um momento no tempo evolutivo analisado que marcasse a distinção exata na variação do tamanho do corpo. Mas mesmo assim, o processo de introdução de animais de criação ao longo da Região Neotropical trouxe maior disponibilidade de alimento e pode ter atuado como uma pressão seletiva que levou a um aumento no tamanho do corpo destes machos de *D. rotundus*. Contudo, ainda sim pouco é conhecido sobre o potencial para mudanças evolutivas rápidas na morfologia dos organismos em ecossistemas antropizados e as possíveis variações que poderão ocorrer, a partir de projeções futuras.

**Palavras-chave:** Tamanho do corpo. Variação morfológica. Variação geográfica. Variação Temporal. Gradiente latitudinal. Dimorfismo sexual de tamanho.

## ABSTRACT

Many organisms exhibit clinal variation in body size as a response to environmental and geographical gradients. Indeed, some biogeographical patterns are indicative of species' capabilities of adaptation to fluctuating abiotic conditions, which evidence the strong selection pressure imposed by the environment. Bergmann's Rule, the best biogeographical pattern known, suggests that body size increases with latitude and, thus, with colder temperatures. Rensch's Rule, in turn, explains correlation, either negative or positive, between body size and sexual dimorphism. Given that environmental and geographical gradients are crucial for the ecology of species, this study aims to identify and characterize potential geographical and historical patterns of body size in vampire bats (Desmodontinae) in a macro-scale framework. Moreover, we aim to investigate the connection between sexual dimorphism and responses to environmental alterations. This approach allows the understanding of ecological and evolutionary aspects of species. Georeferencing and biometric tools were used to approach this question. We recognized variation in forearm size of vampire bats across the species' distribution. We found a consistent pattern of forearm's size in *Diphylla ecaudata* with the literature, where males and females have similar sizes over the sampled distribution. In *D. youngi* females have longer forearms than males, as opposed to what have been showed in the literature. In *Desmodus rotundus*, on the other hand, forearm size variability was enormous, with smaller sizes found in low latitudes, and an increase in size towards the poles, a pattern accordant with Bergmann's Rule. Furthermore, our findings about the body size of *D. rotundus* over the Neotropics do not support Rensch's Rule, as both males and females sampled showed similar body size patterns, even though females were always overall larger than males. Sexual dimorphism in body size is likely a result of ecological differences between males and females. For all three species of Desmodontinae studied here, temperature seasonality (bio4) was the most important bioclimatic variable, which had effects not only on body size, but also on the north-south distribution of species. We sampled individuals of *D. rotundus* over an interval of 120 years, and we found out that the average measurements of male forearms had an increase of 2.53 mm (approximately 4.4%) during that period. Nevertheless, it was not possible to infer the exact evolutionary time where significant differences in body size occurred. An explanation for the average increase in body size of *D. rotundus* males might be the introduction of domesticated animals to the Neotropical region, which resulted in an increase in food availability for these bats. Notwithstanding, our understanding of rapid evolutionary changes in species' morphology is still incipient, especially in anthropized environments.

**Key-words:** Body size. Morphological variation. Geographic variation. Temporal variation. Latitudinal gradient. Sexual Size Dimorphism.

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1 O tamanho do corpo

De nanômetros até dezenas de metros, o tamanho do corpo dos organismos compreende cerca de 21 ordens de magnitude. Dentre as muitas características quantitativas dos organismos, o tamanho provavelmente é a mais amplamente estudada entre os vários grupos taxonômicos, em escala regional e local. O tamanho do corpo está relacionado a praticamente todos os aspectos da biologia das espécies, como a correlação entre tamanho e os processos ecológicos e fisiológicos (Schmidt-Nielsen, 1984; Brown et al. 2013). Assim, espécies de tamanhos diferentes perceberão o meio de maneiras diferentes, uma vez que suas restrições e adaptações fisiológicas e morfológicas são distintas (Clutton-Brock e Harvey 1983, McNab 2002, Fairbairn et al. 2007).

No caso dos mamíferos, ainda numa visão interespecífica, a forma da distribuição do tamanho do corpo nas espécies viventes é constante ao longo do tempo evolutivo, numa escala global (Purvis e Harvey 1997, Kindlmann et al. 1999, Lyons e Smith 2013). Em particular, há muito mais espécies de mamíferos de tamanho pequeno, causando um viés na distribuição de tamanho de corpo para a direita (Safi et al. 2013). Sabe-se também que os mamíferos experimentaram uma explosão morfológica relativamente cedo na sua história evolutiva, seguida de mudanças lentas, conhecida como evolução “*early-burst*” (Smith 2010, Cooper e Purvis 2010). Quanto à taxa de especiação, a filogenia dos mamíferos nos informa que a especiação de alguns ramos de mamíferos tem sido muito mais rápida do que em outros, causando assimetria entre os ramos ao longo do tempo evolutivo (Purvis et al. 2011). Além desses aspectos evolutivos, algumas tendências geográficas e ecológicas de tamanho de corpo já foram estudadas, como a miniaturização em ilhas, variações clinais, temporais e/ou sazonais (Robinson e Redford 1986, Smith e Lyons 2011, Raia et al. 2012, Brown et al. 2013, Price e Hopkins 2015).

### 1.2 As variações clinais e a Regra de Bergmann

A variação clinal é uma mudança gradual em uma ou mais características ao longo da distribuição de diversos grupos de organismos, normalmente relacionada a uma transição geográfica ou ambiental (Huxley 1938, Futuyma 2009). Em resposta a essas variações ambientais, ecológicas e geográficas tem-se um dos padrões mais

amplamente observados na natureza: o tamanho do corpo dos animais aumenta com o aumento da latitude.

Em sua ideia inicial publicada em 1847, Carl Bergmann sugeriu que animais endotérmicos são maiores em ambientes frios por terem menor taxa de superfície (razão área-volume) e portanto poderem conservar melhor o calor, quando comparados a animais menores, intraespecificamente (Storz et al. 2001, Blackenhorn et al. 2006, Stillwell 2010, Watt et al. 2010). Este fenômeno, a partir de então conhecido como Regra de Bergmann, tem sido descrito primariamente em vertebrados endotérmicos e ectotérmicos, geralmente em zonas temperadas. Entretanto, em animais ectotérmicos, a coerência deste fenômeno ainda é incerta (Belk e Houston 2002, Ashton e Feldman 2003, Adams e Church 2007).

Gradientes clinais interespecíficos de tamanho do corpo são descritos principalmente para aves (Gaston e Blackburn 2000, Ashton 2002) e mamíferos (Ashton et al. 2000, Freckleton et al. 2003, Blackburn e Hawkins 2004, Rodríguez et al. 2006). No caso destes dois últimos estudos, os autores encontraram forte associação entre a média do tamanho do corpo e a média da temperatura anual, padrão que corrobora com as previsões da Regra de Bergmann. Rodríguez et al. (2008) encontraram temperatura como sendo forte preditor de tamanho de corpo de mamíferos apenas no Neártico, já que esta região é muito mais fria do que a região tropical. Ao passo que, em locais quentes do hemisfério sul, a topografia é o melhor preditor da variação de tamanho. Climas frios abrigam mais espécies de grande tamanho de corpo por causa da diminuição de área para a razão de volume e/ou por causa das espessas camadas isolantes que estes animais possuem (proposto por Blackburn et al. 1999) (Rodríguez et al. 2008). Anuros e répteis – comumente tratados como termorreguladores, pois mostram comportamento fisiológico de controle da temperatura corpórea – apresentam maior tamanho do corpo em direção aos ambiente frios do hemisfério norte (Adams e Church 2007). Já urodelos – tratados como termoconformadores – são menores nas áreas frias do hemisfério norte (Olalla-Tárraga e Rodríguez 2007). Serpentes não termorregulam, mas a arquitetura corporal longilínea permite que o tamanho relativo determine uma variação clinal em direção às baixas temperaturas (Olalla-Tárraga et al. 2006). No entanto, mesmo os ectotérmicos melhores termorreguladores não podem ser comparados com a habilidade de controlar a temperatura corpórea dos animais endotérmicos, o que lhes restringem a uma menor amplitude de habitats.

Gradientes clinais intraespecíficos em aves e mamíferos também têm sido descritos, embora menos comuns e geralmente estudados mais localmente. Já foi encontrado um forte padrão de tamanho do corpo de um passeriforme (*Passer domesticus*) associado com o clima na América do Norte (Johnson e Selander 1973). O

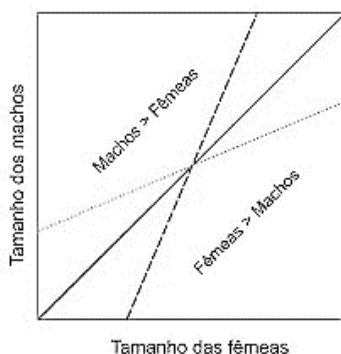
padrão clinal norte-sul do pica-pau *Picoides pubescens* foi visto através do aumento do comprimento da asa com o aumento da latitude, nos Estados Unidos (James 1970). O tamanho do corpo no cervídeo *Odocoileus virginianus* foi correlacionado positivamente com a latitude, nos Estados Unidos (Rees 1970). Antigas civilizações humanas na América do Sul também apresentaram tamanho do corpo seguindo a influência climática e Regra de Bergmann (Katzmarzyk e Leonard 1998). Na Índia, foi encontrado um aumento do tamanho do corpo na direção sul para norte do morcego *Cynopterus sphinx* (Storz et al. 2001). Ainda em morcegos, *Macroglossus minimus* e *Syconycteris australis* variaram o tamanho do corpo ao longo de um gradiente altitudinal na Nova Guiné, aumentando de tamanho à medida em que a elevação diminui (Bonaccorso e McNab 1997, Swartz et al. 2003). E embora a região Neotropical apresente uma das maiores diversidades biológicas da Terra, a grande maioria dos estudos se dá em animais de zona Temperada. Storz *et.al.* (2001) foi o primeiro estudo intraespecífico sobre padrões biogeográficos envolvendo morcegos de região tropical, embora abrangendo apenas a Índia e sudeste asiático.

### 1.3 A variação sexual e a Regra de Rensch

Machos e fêmeas adultos da maioria dos animais diferem em seu tamanho do corpo. Um dimorfismo sexual de tamanho (SSD, “*Sexual Size Dimorphism*”) é esperado para uma grande diversidade de táxons (Andersson 1994, Abouheif e Fairbairn 1997). Tanto a direção quanto a magnitude deste dimorfismo sexual de tamanho podem variar consideravelmente (Fairbairn et al. 2007, Brown et al. 2013). No entanto, ainda é incerto quais os fatores e processos que desencadeiam estas diferenças de plasticidades de tamanho de corpo entre os sexos. Isto mesmo que já sabemos que ambos os sexos compartilham os mesmos genes controladores de crescimento e desenvolvimento corporal (Badyaev 2002).

Bernnard Rensch (1960) descreveu a tendência de que há maior dimorfismo sexual em espécies cujo tamanho do corpo dos machos é maior do que o das fêmeas, ao passo que o dimorfismo sexual diminui naquelas espécies em que as fêmeas são menores do que dos machos (Székely et al. 2004, Fairbairn et al. 2007, Sibly et al. 2012) (FIGURA 1). Na maioria dos testes da Regra de Rensch, o dimorfismo sexual de tamanho tende a aumentar com o tamanho do corpo dos organismos. Na maioria dos invertebrados e vertebrados ectotérmicos, as fêmeas são maiores do que o machos, enquanto que na maioria dos vertebrados endotérmicos os machos são maiores do que as fêmeas (Abouheif e Fairbairn 1997, Fairbairn et al. 2007). Como um possível

consequência deste dimorfismo sexual de tamanho, espécies menores tendem a ser monogâmicas enquanto que machos de espécies maiores tendem a serem poligínicos, como visto em alguns mamíferos (cervídeos, cangurus e antílopes) (Sibly et al. 2012, Brown et al. 2013). Dentre os vertebrados, já foram documentados exemplos do dimorfismo sexual de tamanho em lagartos (Schoener 1977, Frýdlová e Frynta 2010, Husak e McGuire 2014), aves (Székely et al. 2004, Székely et al. 2007; Colwell 2010) e mamíferos (Lindenfors et al. 2007, Colwell 2010, Sibly et al. 2012). No caso específico dos morcegos, dentre as mais de mil espécies descritas, várias espécies também exibem machos e fêmeas de tamanhos diferentes.



**FIGURA 1: Modelo de regressão da estimativa da alometria no dimorfismo sexual do tamanho.** Adaptado de Fairbairn (1997).

O conceito mais comum é que o dimorfismo sexual no tamanho surge a partir da ideia que machos e fêmeas possam desempenhar diferentes papéis reprodutivos (Abouheif e Fairbairn 1997, Cox et al. 2003, Fairbairn et al. 2007). Logo, fêmeas maiores teriam maior fecundidade e, portanto, poderiam investir em mais recursos à prole (Stephens e Wiens 2009, Ceballos et al. 2012). E machos maiores se destacariam pela competição e corte às fêmeas (Berry e Shine 1980, Shine 1988, Cox et al. 2003). No entanto, o dimorfismo sexual pode ser reflexo das diferenças ecológicas entre os sexos, como uma adaptação a nichos diferentes para evitar a competição intraespecífica (Shine 1989, Stephens e Wiens 2009, Punzalan e Hosken 2010).

#### 1.4 Os morcegos-vampiros

A Ordem Chiroptera é a segunda mais diversa entre os mamíferos, sendo abundantes em praticamente todos os ambientes e continentes (Simmons 2005). Assim, é presumível que esta diversidade ecológica e numérica tenha atraído uma grande variedade de investigações (Kunz e Fenton 2003, Kunz e Parsons 2009). Dentre estas,

padrões macroecológicos tem sido estudados para morcegos em muitas linhas de pesquisa, incluindo inferências sobre o tamanho de corpo (Pagel et al. 1991, Bonaccorso e McNab 1997, Jones e Purvis 1997, Issac et al. 2005, Storz et al. 2001, Simmons e Conway 2003, Stevens et al. 2006). Mas a grande maioria desses estudos espaciais ainda tem abrangência restrita para a maior parte das espécies.

Morcegos hematófagos (ou “vampiros”) apresentam tamanho do corpo médio-pequeno e, assim como muitos morcegos, também podem apresentar dimorfismo sexual de tamanho, sendo que as fêmeas são maiores do que os machos (Greenhall e Schmidt 1988). Os morcegos-vampiros pertencem à Subfamília Desmodontinae, Família Phyllostomidae (Koopman 1988). Nesta subfamília, estão as espécies monotípicas e simpátricas *Desmodus rotundus*, *Diphylla ecaudata* e *Diaemus youngi*. As três espécies são endêmicas do Novo Mundo, sendo encontradas basicamente desde o norte da Argentina até o sul dos Estados Unidos e em diferentes tipos de ambientes (Greenhall et al. 1983, 1984). Porém possuem diferentes graus de abundância entre si ao longo do neotrópico, sendo *D. rotundus* a mais abundante. Morcegos-vampiros apresentam as características diagnósticas comuns aos outros filostomídeos, além da folha nasal em formato de ferradura e uma série de adaptações fisiológicas, morfológicas e comportamentais ao hábito sanguívoro (Turner 1975, Altenbach 1979, Greenhall et al. 1983, Tuttle 1988, Fernandez et al. 1998). Além das espécies viventes já citadas, ainda se incluem à Subfamília Desmodontinae quatro espécies fósseis. *Desmodus draculae* e *D. stocki* apresentavam tamanho de corpo maior do que o congênere vivente *D. rotundus* (Jones 1958, Morgan 1991, Trajano e de Vivo 1991). Já *D. archaeodaptes* – a espécie mais antiga do gênero (Pliocene inferior) – e *D. puntajundensis* apresentavam tamanho de corpo semelhante, embora esta última possuísse um crânio mais delicado (Suárez 2005). Contudo, todas as espécies (viventes e extintas) de morcegos vampiros são exclusivas das Américas.

Vários autores registraram os tipos de presa comumente utilizadas pelos morcegos hematófagos (Villa-R. 1966, Turner 1975, Greenhall et al. 1983, Delpietro et al. 1992, Schmidt 1995, Kunz e Fenton 2005, Voigt e Kelm 2006). A maioria dos casos descreve que *D. ecaudata* se alimenta preferencialmente de aves, *D. youngi* de aves e mamíferos e *D. rotundus* de mamíferos de médio e grande porte. Antes do século XVI, os animais silvestres e os humanos nativos eram as fontes de alimento dos morcegos hematófagos na região neotropical (Greenhall 1965, Greenhall e Schmidt 1988; Villa-R. 1966). Entretanto, após meados de 1500, a colonização europeia introduziu os animais domésticos e de criação. Os quais passaram a ser presas potenciais fáceis, possibilitando um aumento populacional progressivo destes morcegos, principalmente no caso de *D. rotundus* (Crespo et al. 1961, Greenhall 1965, Turner 1975, Greenhall e



Schmidt 1988, Altringham 1996, Massad et al. 2001). Para Turner (1975), ainda, as populações de *D. rotundus* parecem aumentar em habitats impactados, embora não infere uma possível causa.

O morcego-vampiro-comum, *Desmodus rotundus* (É. Geoffroy 1810), é talvez a espécie de morcego mais bem estudada por conta dos prejuízos econômicos e de saúde pública que causa e por serem muito abundantes (Constantine 1970, Uieda 1987, Acha e Málaga-Alba 1988, Arita 1993). Apresenta porte médio dentre os morcegos, com massa corpórea variando de 25 a 40g e 52 a 63mm de antebraço (Greenhall et al. 1983). Possui uma organização social complexa cujos machos são poligínicos (formam haréns de fêmeas) e as fêmeas são filopátricas (fêmeas nascem e permanecem agrupadas na mesma colônia de nascimento) (Greenhall et al. 1983; Wilkinson 1985, 1990). No Brasil, pode-se dividir em quatro clados geograficamente distintos, suportados por análises filogenéticas, moleculares e estatísticas: Região Norte da Floresta Atlântica, Região Sul da Floresta Atlântica, Cerrado e Pantanal (Martins et al. 2007). Em altitudes elevadas, não é incomum que *D. rotundus* seja encontrado, como em elevações de até 3.500 metros ao longo da Cordilheira dos Andes (Patterson et al. 1996, Kwon e Gardner 2007). Miguel Pinto (2009) encontrou diferentes estruturas genéticas entre os sexos em diferentes altitudes a leste e oeste dos Andes, no Equador. Em mtDNA houve alta estruturação dos lados opostos da Cordilheira dos Andes, enquanto que houve baixa estruturação no DNA nuclear, sugerindo que haja plasticidade sexual. Influenciados pela latitude e altitude, os limites da distribuição da espécie são correlacionados com os 10°C mínimos de inverno isotérmico no México e na Argentina e Chile, provavelmente associados com a baixa capacidade de regulação térmica da espécie (Lyman e Wimsatt 1966, McNab 1973, LaVal 2004). Além disso, a umidade relativa do ar pode influenciar na escolha do abrigo diurno de *D. rotundus* (Villa-R. 1966, McFarland e Wimsatt 1969, Trajano 1981). Por isso, as cavernas tornam-se locais adequados, uma vez que a umidade é sempre superior a 50% e a temperatura é amena. Esta preferência de abrigo ocorre provavelmente porque há uma alta taxa de perda de água no morcego-vampiro por evapotranspiração durante o dia (McFarland e Wimsatt 1969, McNab 1973).

As outras duas espécies de morcegos-vampiros são bem menos abundantes e pouco se sabe sobre a biologia das espécies, principalmente nos aspectos acerca da ecologia e genética das populações (Greenhall e Schutt 1996). O morcego-de-asa-branca *Diaemus youngi* (Jentink 1893), o mais raro dos vampiros, possui massa corpórea variando entre 30 e 38g; e 50 e 55mm de tamanho de antebraço (Greenhall e Schutt 1996). Já o morcego-de-pernas-peludas *Diphylla ecaudata* Spix (1823), é pouco abundante e possui 50-56mm de antebraço e entre 24 e 43g de massa corpórea, sendo que machos e fêmeas tem tamanho de corpo semelhante.

## 2. JUSTIFICATIVA

Muitos organismos apresentam variações clinais de tamanho de corpo em função ao gradiente de variáveis ambientais e geográficas. Além disso, alguns padrões biogeográficos demonstram a habilidade das espécies em adaptar-se às condições abióticas flutuantes e ressaltam a forte seleção imposta pelo ambiente. A Regra de Bergmann e a Regra de Rensch são padrões biogeográficos que tratam da variação do tamanho do corpo ao longo de um gradiente latitudinal e da variação do tamanho do corpo entre os sexos, respectivamente. Sendo, portanto, comumente investigadas. Mas apesar de que tamanho do corpo há séculos tenha sido alvo de observações, questionamento e investigações, a presença e descrição sobre padrões biogeográficos da maioria dos grupos de organismos ainda é incerta ou inexistente. Para morcegos, os estudos de tamanho de corpo se resumem a questões filogenéticas e de biomecânica, sendo raros os trabalhos sobre a variação intraespecífica em macroescala para a grande maioria das espécies, principalmente em espécies neotropicais.

### 3. OBJETIVOS

Assim, sabendo-se da importância ecológica, econômica e de Saúde Pública dos morcegos-vampiros, este estudo teve como objetivo principal identificar e descrever possíveis padrões no tamanho do corpo de morcegos-vampiros em escala geográfica, a partir do uso de ferramentas de georreferenciamento e biometria. Além disso, buscou-se:

- Identificar e descrever possíveis padrões geográficos e históricos no tamanho do corpo, utilizando os morcegos-vampiros (Chiroptera: Desmodontinae) como espécies-alvo, ao longo de toda a distribuição geográfica das espécies.

*Hipótese geográfica:* A variação no tamanho de corpo está ligada à variação geográfica das espécies devido principalmente às adaptações fisiológicas às baixas temperaturas. Logo, há um aumento no tamanho corpóreo em direção aos pólos, corroborando com a Regra de Bergmann.

*Hipótese temporal:* A variação no tamanho do corpo das espécies sofre influência da abundância, distribuição e tipos de presa comuns dos morcegos-vampiros, resultando numa variação temporal cujos tamanhos de corpo aumentaram paulatinamente.

- Identificar se há correspondência entre o dimorfismo sexual de cada uma das espécies de morcegos-vampiros e as respostas às diferenças geográficas, permitindo a compreensão de aspectos ecológicos e evolutivos das espécies, num viés intraespecífico.

*Hipótese sexual:* A variação no tamanho do corpo de machos e fêmeas se dá pelas diferentes estratégias e respostas comportamentais e, talvez, diferentes estratégias ecológicas e exigências fisiológicas de cada um dos sexos.

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1 Aquisição dos dados morfométricos

Em morcegos, o comprimento do antebraço é a medida mais fortemente correlacionada com a massa corpórea (Adams e Pedersen 2000, Willig et al. 2009). Assim, para expressar o tamanho do corpo de morcegos depositados em museus foram mensurados antebraços de espécimes de *Desmodus rotundus*, *Diphylla ecaudata* e *Diaemus youngi* depositados em coleções científicas de referência no continente americano. Além da forte correlação entre massa corpórea e comprimento do antebraço, a mensuração do antebraço foi escolhida para expressar tamanho de corpo neste trabalho também porque outras medidas morfométricas não foram confiáveis. Em virtude da preparação e conservação (via úmida ou via líquida), já que muitos espécimes tinham a distância cabeça-corpo contraída ou esticada, portanto, altamente modificada. Além disso, medidas anotadas pelo coletor do espécime, ainda em campo, como comprimento cabeça-corpo e/ou envergadura da asa poderiam ser duvidosas, uma vez que as medições individuais de cada coletor podem ser diferentes e, assim, incomparáveis.

Logo, a medição foi realizada no antebraço direito (sempre que possível) de cada indivíduo adulto com o auxílio de um paquímetro digital com cabo de comunicação USB da marca INSIZE, resolução 0,01mm/0,0005. Os museus amostrados foram *American Museum of Natural History* (Nova Iorque, EUA), *Field Museum of Natural History* (Chicago, EUA), *National Museum of Natural History* (Washington D.C., EUA), *Museo Argentino de las Ciencias Naturales* (Buenos Aires, Argentina), *Museo de La Plata* (La Plata, Argentina), Museu de História Natural do Capão da Imbuia (Curitiba, Brasil), Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná (Curitiba, Brasil) e Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (São Paulo, Brasil). Detalhes sobre os indivíduos amostrados encontram-se nos anexos deste capítulo (ANEXO 1).

Para inferências sobre o dimorfismo sexual de tamanho do corpo, as médias do tamanho do antebraço de machos e fêmeas e as regiões geográficas estudadas foram comparadas a partir do Teste T de Student para amostras independentes no programa PAST (Hammer et al. 2001).

### 4.2 Variação geográfica

Concomitantemente à tomada de medida do antebraço, eram anotadas as informações da localidade em que o espécime havia sido coletado. Quando os dados

disponíveis na etiqueta de coleta do espécime e/ou nos banco de dados dos museus os dados dos museus não apresentavam georreferenciamento, as informações sobre a latitude e longitude foram obtidas adotando a seguinte ordem de critério escolha: 1) coordenadas das localidades a partir de *Gazetteers*; 2) coordenada do município a partir de ferramentas de informações geográficas de *sítes* especializados (nacional: geoLoc e internacional: Fallingrain). Ambos estão atualmente disponíveis em [splink.cria.org.br/geoloc](http://splink.cria.org.br/geoloc) e [www.fallingrain.com](http://www.fallingrain.com), respectivamente.

Para tratar da variação intraespecífica da Regra de Bergmann, calculou-se o tamanho do corpo (tamanho do antebraço) de cada indivíduo. Em seguida plotou-se o tamanho do corpo em função da temperatura ou latitude (Smith et al. 1995). Para todas as espécies, a unidade amostral adotada foi ao nível de indivíduo.

Para avaliar qual a importância das variáveis ambientais na morfologia dos morcegos, utilizou-se o tamanho do antebraço dos morcegos como a variável resposta ao gradiente de latitude e temperatura. Logo, foram extraídas dos pontos amostrados as 11 variáveis bioclimáticas do Bioclim ligadas à temperatura (ANEXO 2) no programa ArcGIS 9.3 (ESRI, 2011). Para reduzir a dimensão e a correlação entre as variáveis bioclimáticas foi feita uma Análise de Componentes Principais (PCA), baseada em uma matriz de correlação, ambos no programa RStudio v. 0.97.551 (R Development Core Team 2009), pacote *vegan* v. 2.0-10 (Oksanen et al. 2013). O número de eixos da PCA utilizados foi determinado por comparação com a diminuição de variância esperada pelo critério de “*broken stick*” (Legendre e Legendre 1998), sendo retidos os eixos cujos autovalores observados são maiores do que os autovalores esperados ao acaso. A comparação entre os autovalores observados e esperados (“*broken stick*”) fornece a melhor ajuste de simplicidade do cálculo e avaliação apurada da dimensionalidade (Jackson 1993). Assim, foram utilizadas as variáveis biológicas menos correlacionadas entre si para cada espécie, sendo que as demais variáveis bioclimáticas foram descartadas por serem altamente autocorrelacionadas e multicolineares.

Só então as variáveis consideradas mais significativas foram avaliadas como variáveis preditoras ao tamanho do corpo (antebraço), a partir de uma Regressão Linear no programa SAM v.4.0 (Rangel et al. 2010), controlando a autocorrelação espacial dos resíduos. Para detectar resíduos de multicolinearidade, ainda, foi observado o Fator de Inflação da Variância (VIF). Sendo a medida do grau em que cada variável independente é explicada pelas demais variáveis independentes (Hair et al. 2005).

### 4.3 Variação sexual

Para avaliar e descrever a relação de dimorfismo sexual de tamanho, o tamanho do antebraço de machos e fêmeas foram analisados a partir do modelo de Regressão Linear no programa R, na presença ou ausência da variável latitudinal, para cada uma das espécies. Já para testar a Regra de Rensch, foi realizado uma Regressão por Eixo Principal Reduzido (RMA) no programa PAST (Hammer et al. 2001) entre o tamanho de antebraço de machos e fêmeas.

### 4.4 Variação temporal

A vinda de animais de criação influenciou tanto na disponibilidade de alimento quanto no comportamento alimentar e distribuição das espécies de morcegos-vampiros (Crespo et al. 1961, Greenhall 1965, Turner 1975, Greenhall 1988, Altringham 1996, Massad et al. 2001). Assim, além das mudanças geográficas e ambientais, foram avaliadas as possíveis mudanças temporais do tamanho de corpo em Desmodontinae, a partir dos registros de data de coleta em museus.

Para tanto, dividiu-se a planilha de dados em espécimes cuja coleta foi recente e espécimes cuja coleta foi antiga. Para estipular um momento histórico que dividisse os dados em recente e antigo, foi levado em consideração os dados temporais do crescimento da introdução de animais de criação em escala extensiva na maioria dos países em que os morcegos-vampiros são encontrados, ou seja meados de 1950 (Greenhall e Schmidt 1988). Antes disso, o número de animais de criação era reduzido e as localidades cujos animais foram introduzidos eram predominantemente ao longo das costas leste e oeste da América do Sul. Logo, foi feita uma Regressão Múltipla para diagnosticar se há evidências de que o tamanho do antebraço e/ou a latitude (em números absolutos) estão relacionadas com o ano da coleta dos indivíduos de Desmodontinae e qual seria a porcentagem de explicação para cada variável preditora, no programa PAST (Hammer et al. 2001).

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Dados morfológicos

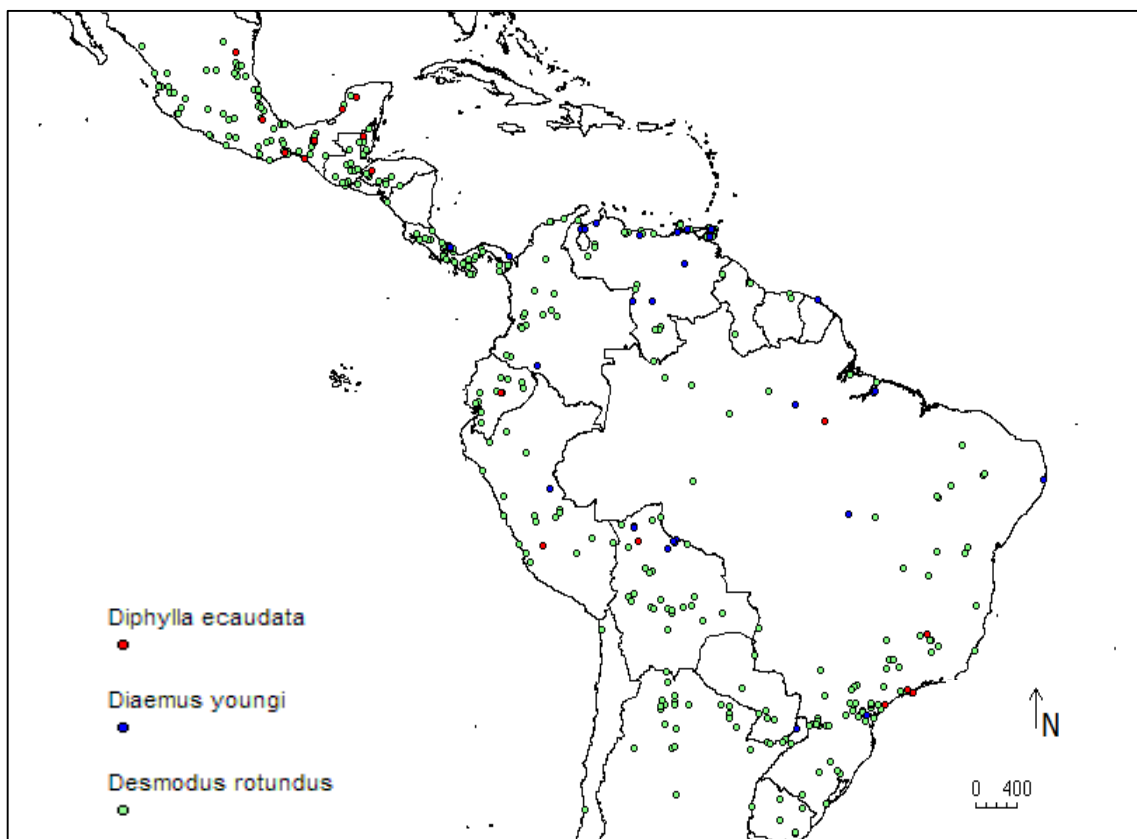
Foram analisados um total de 1704 indivíduos adultos de Desmodontinae ao longo de praticamente toda a distribuição geográfica das espécies, depositados em sete coleções científicas (ANEXO 1). Para *Diphylla ecaudata*, foram mensurados 31 indivíduos (16 fêmeas e 15 machos). Para *Diaemus youngi*, foram mensurados 45 indivíduos (16 fêmeas e 29 machos). Para *Desmodus rotundus*, foram mensurados 1628 indivíduos (TABELA 1).

**TABELA 1: Número de indivíduos analisados em cada espécie de morcego-vampiro nas coleções científicas visitadas. *Diphylla ecaudata*, *Diaemus youngi* e *Desmodus rotundus*.**

Coleção científica	Localização	Espécies analisadas			
		<i>D. ecaudata</i>	<i>D. youngi</i>	<i>D. rotundus</i>	
Museu de História Natural do Capão da Imbuia (MHNCI)	Curitiba, Brasil	0	0	52	52
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP)	São Paulo, Brasil	0	0	168	168
American Museum of Natural History (AMNH)	New York, Estados Unidos	14	24	763	801
Smithsonian Institution (USNM)	Washington D.C., Estados Unidos	15	17	536	568
Field Museum of Natural History (FMNH)	Chicago, Estados Unidos	0	3	8	11
Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN)	Buenos Aires, Argentina	2	1	88	91
Museo de La Plata (MLP)	La Plata, Argentina	0	0	13	13
<b>TOTAL</b>		<b>31</b>	<b>45</b>	<b>1628</b>	<b>1704</b>

### 5.2 Variação geográfica

Obteve-se um total de cerca de 326 localidades diferentes para indivíduos amostrados de *Desmodus rotundus*, cerca de 28 localidades diferentes para os de *Diaemus youngi* e cerca de 17 localidades diferentes para os de *Diphylla ecaudata* (FIGURA 2).



**FIGURA 2: Mapa das localidades amostradas dos espécimes de Desmodontinae cujo antebraço foi mensurado.** Em azul, *Diaemus youngi*; em vermelho *Diphylla ecaudata*; e em verde *Desmodus rotundus*. Escala: 400km.

A Análise de Componentes Principais (PCA) ao reduzir a dimensionalidade dos dados de amostragem de *D. ecaudata* evidenciou, no PC1, as variáveis de temperatura bio3, bio4, bio2 e bio1 (Isotermalismo, Sazonalidade da temperatura, Amplitude média diurna e Temperatura anual média, respectivamente), sendo que bio3-bio4 e bio1-bio2 atuam de maneiras antagônicas entre si. Já para *D. youngi* e *D. rotundus*, a variável mais evidenciada foi a bio4 (Sazonalidade da temperatura) como a mais independente.

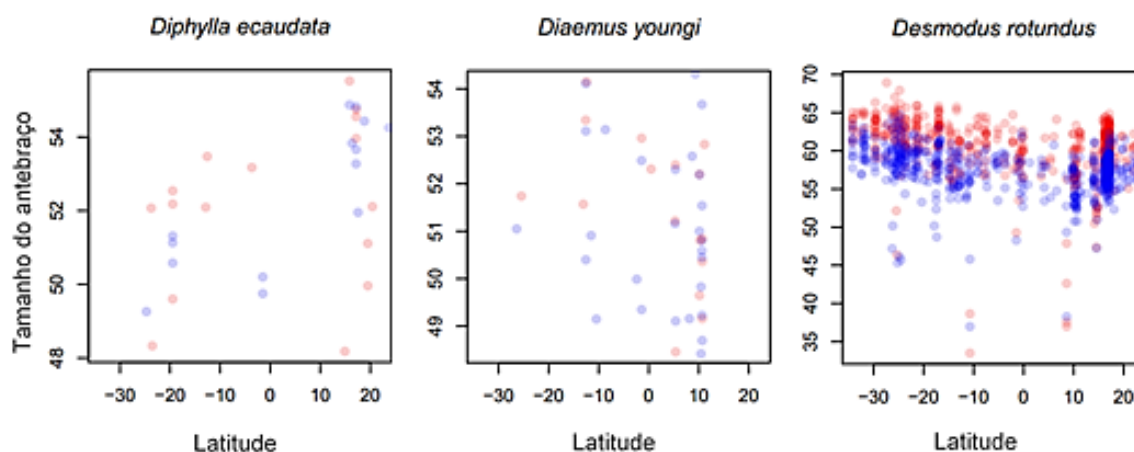
Na mensuração da contribuição das variáveis no programa SAM, o modelo de Regressão Linear das variáveis preditoras (somente aquelas evidenciadas pela PCA) do tamanho do antebraço mostrou baixa correlação em Desmodontinae (TABELA 3). Também foi detectado multicolinearidade em bio3 (Isotermalismo, VIF=8.161) e bio4 (Sazonalidade da temperatura, VIF=7.509), ou seja, há dependência destas variáveis sob as demais variáveis. Assim, as variáveis independentes entre si foram bio1 (VIF=1.154, P=0.863) e bio2 (VIF=1.429, P=0.131) (Temperatura anual média e Amplitude média diurna, respectivamente), embora não-significativos.



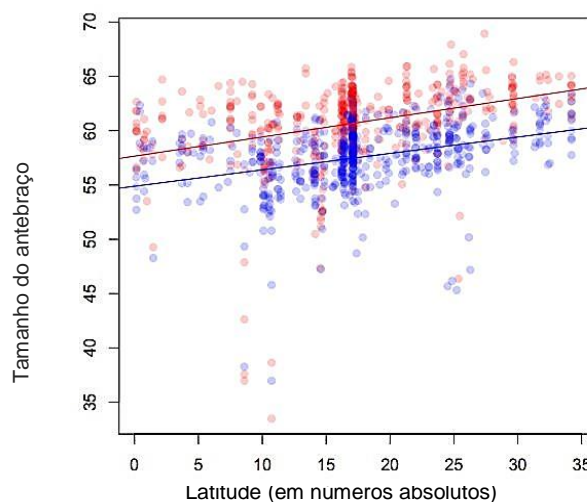
**TABELA 3: Regressão linear da contribuição das variáveis ambientais preditoras do tamanho do antebraço em Desmodontinae. *Diphylla ecaudata*, *Diaemus youngi* e *Desmodus rotundus*.** “ $r^2$ ” coeficiente de regressão, “F” o valor da significação do modelo e “P” a probabilidade.

	<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Diphylla ecaudata</i>	<i>Diaemus youngi</i>
$r^2$	0.075	0.089	0.45
F	43.159	2.055	3.757
P	<0.001	0.141	0.012

Ao plotar os dados de tamanhos de antebraço das espécies contra os dados de latitude das localidades em que foram amostrados, pode-se também notar os limites de distribuição das espécies (FIGURA 3). *Diaemus youngi* foi o que apresentou distribuição mais restrita no sentido norte-sul, estando presente desde cerca de +10.68 até -26.40 graus de latitude, a qual corresponde a Região Neotropical da América do Sul. Enquanto que *D. rotundus* apresentou os mais amplos limites de distribuição e percorrendo todas as classes latitudinais da Região Neotropical de +23.73 até -34.20. Já *D. ecaudata* foi encontrada numa abrangência espacial semelhante à *D. rotundus*, embora numa escala numérica muito menor. Na regressão linear, a latitude explicou 29% da variação do tamanho do antebraço de *D. rotundus* ( $r^2=0.299$ ;  $P<0.001$ ;  $F=77.45$ ) (FIGURA 4). Para as demais espécies as análises estatísticas não foram confiáveis, em virtude de não haver um padrão generalizado na amostragem.



**FIGURA 3: Dispersão do tamanho do antebraço de Desmodontinae ao longo do grau latitudinal da América Latina. Fêmeas representadas em vermelho e machos em azul. O grau de nitidez dos pontos evidencia o tamanho da amostra para os dados de latitude e tamanho de antebraço. Tamanho do antebraço expresso em milímetros.**



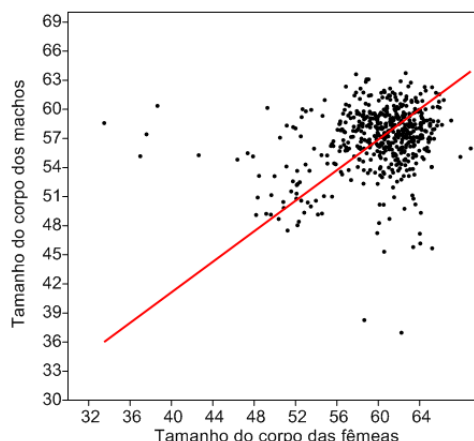
**FIGURA 4: Regressão Linear do tamanho do antebraço de *Desmodus rotundus* e a relação com a latitude (em números absolutos).** Fêmeas representadas em vermelho e machos em azul. O grau de nitidez dos pontos evidencia o tamanho da amostra para os dados de latitude e tamanho de antebraço. Tamanho do antebraço expresso em milímetros.

### 5.3 Variação sexual

Para *Diphylla ecaudata*, o tamanho do antebraço médio para a espécie foi de  $52,37 \pm 2,19$  milímetros ( $N=31$ ; ♀  $52,90 \pm 2,20$ ; ♂  $52,66 \pm 2,22$ ). Para *Diaemus youngi*, o tamanho do antebraço médio para a espécie foi de  $51,07 \pm 1,76$  milímetros ( $N=45$ ; ♀  $50,83 \pm 1,85$ ; ♂  $52,37 \pm 2,19$ ). Para *Desmodus rotundus*, o tamanho do antebraço médio para a espécie foi de  $59,07 \pm 3,41$  milímetros ( $N=1628$ ; ♀  $60,62 \pm 3,80$ ; ♂  $57,53 \pm 3,03$ ).

Quanto à amplitude de variação do tamanho do antebraço, houve fêmeas de *D. ecaudata* variando de 48.18 a 55.52 mm e machos de 48.18 e 56.68 mm; fêmeas de *D. youngi* variando de 48.46 e 54.15 mm e machos de 47.51 e 54.31 mm; e fêmeas de *D. rotundus* variando de 33.49 e 68.93 mm e machos de 36.97 e 64.75 mm. Em todos as espécies e sexos, o maior antebraço estava localizado próximo ao limite sul de distribuição de pontos para a espécie (FIGURA 4).

*Desmodus rotundus* evidenciou uma tendência das fêmeas serem maiores do que dos machos, independente da latitude (FIGURA 4). No entanto, a interação entre a latitude e o sexo não foi significativa, ou seja, machos e fêmeas respondem de modo semelhante ao longo da latitude. Para as demais espécies as análises não foram confiáveis, em virtude de não haver um padrão generalizado na amostragem. Teste acerca da Regra de Rensch também somente foi possível para *D. rotundus*. A partir da Regressão por Eixos Maior Reduzido, foi identificado um padrão isométrico (machos e fêmeas contribuindo igualmente) no dimorfismo sexual de tamanho (FIGURA 5).



**FIGURA 5: Regressão por Eixo Principal Reduzido (RMA) do tamanho de antebraço em machos em relação ao tamanho do antebraço em fêmeas.** A linha vermelha representa o modelo isométrico de tamanho.

#### 5.4 Variação temporal

Para *D. rotundus*, foram mensurados tamanho de antebraços com as menores médias de fêmeas ( $58.38 \pm 6.56$ ) e de machos ( $55.81 \pm 4.77$ ) entre os anos 1892-1909. As maiores médias de fêmeas foram em 1980-1989 ( $61.56 \pm 2.35$ ) e de machos ( $58.22 \pm 3.08$ ) em 2000-2012 (FIGURA 6, TABELA 4). Apesar de parecer haver uma pequena tendência de aumento de tamanho de antebraço em fêmeas de *D. ecaudata* e uma diminuição do tamanho do corpo em machos de *D. youngi*, a amostragem foi insuficiente para a maioria das classes das décadas e, portanto, não serão discutidas posteriormente.

Na Regressão Múltipla, nenhuma das espécies de Desmodontinae apresentou evidências de que latitude e/ou tamanho do antebraço fossem relacionadas com o ano da coleta (TABELA 5).



**FIGURA 6:** Espécime de *Desmodus rotundus* (ID: 14571) coletado em 1899 na cidade de Bonda – Colômbia – e depositado no American Museum of Natural History (AMNH). Sendo um dos indivíduos mais antigos dentre os mensurados.

**TABELA 4:** Variação temporal dos tamanhos de antebraços em Desmodontinae. *Diphylla ecaudata*, *Diaemus youngi* e *Desmodus rotundus*. “Média” média aritmética seguida do desvio padrão, “N” o tamanho da amostra e tamanho do antebraço em milímetros.

ano da coleta	<i>D. ecaudata</i>				<i>D. youngi</i>				<i>D. rotundus</i>			
	Fêmeas		Machos		Fêmeas		Machos		Fêmeas		Machos	
	Média	N	Média	N	Média	N	Média	N	Média	N	Média	N
1892-1899	-		-		-		-		60.80±2.30	9	55.69±1.18	5
1990-1909	52.07	1	-		51.74	1	-		58.38±6.56	38	55.81±4.77	23
1910-1919	50.53±0.81	2	-		-		53.67	1	59.11±1.02	9	56.57±2.92	10
1920-1929	52.11	1	-		50.81	1	49.99	1	58.94±6.91	32	55.74±5.18	29
1930-1939	-		-		-		-		56.67±3.74	34	56.20±2.75	36
1940-1949	-		-		-		53.14	1	60.40±1.94	27	57.29±1.65	23
1950-1959	-		-		50.83±1.65	4	51.59±0.84	2	60.52±2.65	105	56.80±1.99	132
1960-1969	51.76±2.71	8	53.16±2.07	8	52.41±1.12	8	51.01±2.00	14	60.23±2.72	262	57.21±2.67	247
1970-1979	-		-		-		50.05±2.17	4	60.12±2.81	62	57.20±1.99	69
1980-1989	53.32±0.21	2	49.97±0.31	2	-		50.16±1.19	5	61.56±2.35	90	57.50±2.55	88
1990-1999	-		-		48.46	1	49.11	1	60.79±2.25	30	58.06±2.77	22
2000-2012	-		-		-		-		60.64±2.42	38	58.22±3.08	48

**TABELA 5: Regressão Múltipla para análise da variação temporal dos tamanhos de antebraços em Desmodontinae. *Diphylla ecaudata*, *Diaemus youngi* e *Desmodus rotundus*.** “R<sup>2</sup>” a porcentagem da variação das variáveis Tamanho do Antebraço (em milímetros) e Latitude (em números absolutos) e “P” a probabilidade.

Espécie	Global		Individual			
	R <sup>2</sup>	Estatística F	Antebraço		Latitude	
			R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P
<i>D. ecaudata</i>	0.30	5.87	0.101	0.63	-0.586	<0.05
<i>D. youngi</i>	0.11	7	-0.34	0.022	0.34	0.02
<i>D. rotundus</i>	0.001	0.9	-0.03	0.32	-0.04	0.26

## 6. DISCUSSÃO

O principal mecanismo envolvido na Regra de Bergmann é a termorregulação. Animais maiores lidariam melhor com a diminuição da temperatura ao diminuir a energia requerida para sobreviver, diminuir o stress metabólico pela queda de temperatura e diminuir os limites extremos de tolerância (Watt et al. 2010). Logo, este estudo assume o mecanismo de conservação de calor proposto por Carl Bergmann no qual climas frios abrigariam mais indivíduos de grande tamanho, por causa da diminuição da razão área-volume e/ou por terem espessas camadas isolantes.

O tamanho do corpo dos morcegos-vampiros, aqui representado pelo tamanho do antebraço, apresentou variação morfológica ao longo da distribuição das espécies na Região Neotropical. *Diphylla ecaudata* apresentou tamanho de antebraço condizente com o descrito na literatura (Greenhall et al. 1984), onde machos e fêmeas têm tamanhos semelhantes ao longo da distribuição amostrada. Em *D. youngi* o antebraço é descrito (Greenhall e Schutt 1996) com fêmeas maiores do que machos, aqui houve o inverso. Já para *D. rotundus*, o tamanho do antebraço variou extremamente, sendo que as fêmeas se mantiveram essencialmente maiores do que os machos ao longo do gradiente geográfico, como previsto pela literatura (Greenhall et al. 1983). Antebraços maiores associados às asas nuas e altamente vascularizadas dos morcegos aumentam a relação superfície-volume, se comparados a espécimes de antebraços menores e outros animais voadores, como as aves. Assim, a variação geográfica e as dimensões da asa provavelmente tem importantes consequências para a susceptibilidade à dessecação em ambientes mais quentes e secos e para a capacidade de dissipar calor em ambientes quentes e úmidos.

Para *D. rotundus* a análise entre tamanho do antebraço, sexo e latitude (número absolutos) foi significativa, com o tamanho do antebraço aumentando a medida em que se afasta da Linha do Equador, apresentando um gradiente clinal latitudinal que condiz com o padrão esperado para a Regra de Bergmann. Tamanho de crânio maior em populações de *D. rotundus* do sul da distribuição já havia sido documentado por Martins e Hubbe (2012). Bem mais localmente, na Índia, a espécie de morcego *Cynopterus sphinx* também sustentou a Regra ao apresentar um aumento do corpo no sentido sul para norte (Storz et al. 2001).

No entanto, o conceito, os métodos e até mesmo o diagnóstico utilizados para detecção da Regra de Bergmann ainda são incertos. Para Mayr (1963), todos os vertebrados que aumentassem o tamanho do corpo com a diminuição da temperatura do ambiente seguiriam a Regra. Para Geist (1990), somente os que aumentassem o tamanho do corpo conforme esperado pela taxa de superfície-massa estariam seguindo

a Regra. Já Jones et al. (2005) e Watt et al. (2010) sugerem até mesmo uma redefinição da Regra, principalmente porque originalmente a Regra foi descrita apenas para endotérmicos verdadeiros, num viés intraespecífico.

Variáveis ambientais, ecológicas e geográficas podem induzir a diversidade do tamanho de corpo de uma espécie ou população. Mas, historicamente, a latitude foi durante muito tempo a representante para algumas outras variáveis relacionadas, como a temperatura, sendo comumente considerada a responsável pela variação clinal dos organismos (Stillwell 2010). No entanto, latitude em si não é o principal interesse, dado que representa apenas uma localização geográfica no mapa (Hawkins e Diniz-Filho 2004). Pelo contrário, o modo com que as variáveis ambientais e ecológicas mudam com a latitude é que são de interesse. Mesmo assim, o espaço geográfico (como latitude e altitude) e o espaço ambiental (como temperatura e precipitação) são geralmente tratados em separado nos estudos por causa da complexidade entre a proximidade espacial e a similaridade ambiental (Hall et al. 1992, Willig et al. 2009).

Ao reduzir a dimensionalidade dos dados, a Sazonalidade de Temperatura (bio4) foi a variável bioclimática de temperatura mais evidenciada nas localidades amostradas para as três espécies de Desmodontinae. Isto pode refletir não só no tamanho do corpo dos indivíduos, mas principalmente delimitar a distribuição norte-sul das espécies. No caso de *D. rotundus*, espécie cuja biologia é mais bem conhecida, a temperatura mínima de 10°C no inverno isotérmico no México e na Argentina e Chile limita a distribuição norte-sul da espécie (Lyman e Wimsatt 1966, McNab 1973, LaVal 2004). Isto provavelmente está associado com a baixa capacidade de regulação térmica da espécie. Além disso, a umidade relativa do ar – variável correlacionada à temperatura e à topografia – pode influenciar na escolha do abrigo diurno de *D. rotundus* (Villa-R. 1966, McFarland e Wimsatt 1969, Trajano 1981). Sazonalidade de temperatura (bio4) também foi uma das variáveis bioclimáticas de temperatura com maior importância na predição da distribuição de *D. rotundus*, segundo estudo de modelagem nicho climático (Lee et al. 2012). Numa visão interespecífica, já foi definido um padrão para a Regra de Bergmann e uma forte associação entre média do tamanho do corpo de mamíferos e média da temperatura anual (Blackburn e Hawkins 2004, Rodriguez et al. 2006). Ainda, Cooper e Purvis (2010) observaram que em mamíferos, cerca de 50% do aumento da variação nas taxas de evolução da massa corpórea pode ser explicada por baixa temperatura e baixa altitude.

Na avaliação do dimorfismo sexual de tamanho, a relação entre tamanho do antebraço e sexo de *D. rotundus* evidenciou uma tendência de fêmeas maiores do que machos, independente da latitude. Embora machos e fêmeas respondam de modo semelhante ao longo da latitude, portanto não suportam a Regra de Rensch. Para as

demais espécies as análises do dimorfismo sexual de tamanho não foram confiáveis, em virtude de não haver um padrão generalizado na amostragem.

Num panorama geral, tamanhos de machos variam mais entre as espécies do que os tamanhos das fêmeas (Fairbairn 1997). E indivíduos com tamanhos diferentes perceberão o meio de maneiras diferentes, uma vez que suas restrições e adaptações fisiológicas e morfológicas são distintas (Clutton-Brock e Harvey 1983, McNab 2002). Myers (1978) sugere que morcegos fêmeas da família Vespertilionidae são maiores do que machos por refletirem uma resposta adaptativa ao desafio aerodinâmico de voar durante a gravidez e lactação. Já para Williams e Findley (1979) o tamanho maior em fêmeas de Vespertilionidae atua na manutenção da homeostase térmica durante a gravidez. Assim, é provável que a biologia reprodutiva das fêmeas influencie o tamanho do corpo *Desmodus rotundus* principalmente quanto ao desafio aerodinâmico. Isto porque a gestação é longa (cerca de sete meses) e os fetos são grandes em relação ao corpo da mãe (Wilkinson 1985, Schmidt 1988). No entanto, as fêmeas após a parturição não voam mais com seus filhotes, uma vez que estes ficam no abrigo nas chamadas “creches” (Schmidt 1988).

Geralmente as explicações sobre dimorfismo sexual de tamanho se relacionam à hipótese de que este dimorfismo pode ser gerado pela adaptação aos diferentes papéis reprodutivos (fertilidade das fêmeas e sucesso de cópula dos machos) ou por diferenças ecológicas entre os sexos (Fairbairn et al. 2007, Punzalan e Hosken 2010, Astúa 2010). Assim, se o tamanho do corpo influencia no sucesso de aquisição de território e/ou cópula, a oportunidade de seleção sexual no tamanho de machos é esperada ser maior em espécies com poliginia (McCracken e Bradbury 1981, Storz et al. 2000). E, sendo *Desmodus rotundus* uma espécie poligínica (Wilkinson 1990, Patricio-Costa 2011) cujos machos são menores que as fêmeas, é provável que o dimorfismo sexual de tamanho seja resultante dos diferentes papéis ecológicos entre machos e fêmeas.

Variação sexual intraespecífica, apesar de registrada em muitos organismos, pode ser apenas um indicador de tendência evolutiva em resposta a fatores ambientais. (Stamps 1993, Fairbairn e Preziosi 1994, Fairbairn 1997). Uma ideia é que as relações ecológicas impulsionem este dimorfismo sexual. Em *Anolis* sp. há alta abundância mediando a competição intraespecífica entre recursos e a competição macho-macho (Thomas et al. 2009). Isto pode explicar porque o dimorfismo sexual de tamanho diversifica mais rapidamente entre linhagens insulares das Pequenas Antilhas do que em linhagens insulares das Grandes Antilhas ou continentais aparentadas. Outro exemplo é o caso das iguanas de Galápagos onde a seleção sexual favorece fêmeas grandes e machos grandes durante a periodicidade do fenômeno climático El Niño,



gerando um conflito entre seleção sexual e forrageio (Wikelski 2005). Na Austrália, coalas machos são maiores que fêmeas mas tem pelagem mais curta do que elas em ambientes quentes, sugerindo que haja uma compensação para o dimorfismo sexual de tamanho (Briscoe et al. 2014). Mas na realidade, apenas quando se identificar as sequências gênicas responsáveis pela evolução fenotípica da seleção sexual – através de ferramentas genômicas (Wilkinson et al. 2015) – será possível compreender com mais clareza os aspectos evolutivos e ecologia comportamental das espécies.

Embora muitas variáveis ambientais e ecológicas levem a heterogeneidade no tamanho do corpo e outras características dos animais, a qualidade e quantidade de dieta e a temperatura são tratadas como as mais importantes na indução da plasticidade no crescimento e história de vida (Stillwell e Davidowitz 2010, Price et al. 2015). Em *D. rotundus*, cujos resultados foram mais confiáveis, as medidas médias de tamanho de antebraço dos machos tiveram aumento de 2.53 milímetros (cerca de 4.4%) ao longo de 120 anos de indivíduos amostrados. Apesar disso, os resultados não detectaram um momento no tempo evolutivo analisado que marcasse a distinção exata na variação do tamanho do corpo. Mas mesmo assim, o processo de introdução de animais de criação – principalmente bovinocultura e suinocultura – ao longo da Região Neotropical trouxe maior disponibilidade de alimento e pode ter atuado como uma pressão seletiva que levou a um aumento no tamanho do corpo destes machos de *D. rotundus*. Semelhante com o que foi visto no morcego insetívoro *Pipistrellus kuhlii* na Itália, após a ampliação da iluminação pública e, então, maior riqueza e abundância de alimento (insetos) a partir do século XIX (Evin et al. 2011, Tomassini et al. 2013). Variação temporal em plantas já foi descrita pela atual diminuição do tamanho das sementes da palmeira *Euterpe edulis* em resposta ao desaparecimento de dispersores de bico largo, como consequência da extinção local destes (Galetti et al. 2013). Contudo, o fato das fêmeas de *D. rotundus* não apresentarem tendências de aumento ou diminuição no tamanho do corpo pode ser resultante das diferenças entre os sexos nas respostas seletivas ao ambiente.

Obviamente que a amostragem aqui realizada não abrange os extremos da distribuição por motivos de defasagem das séries biológicas disponíveis em museus. No entanto permitem ter uma noção da variação geográfica e temporal da morfologia das espécies. Além disso, observando minuciosamente os indivíduos disponíveis nos museus, notou-se muitas vezes que o comprimento cabeça-corpo dos indivíduos adultos mais antigos de *D. rotundus* eram menores do que os mais recentes, mesmo que os tamanhos dos antebraços fossem levemente semelhantes entre uma série temporal e outra. E, embora a mensuração cabeça-corpo não tenha sido registrada por não ser uma medida confiável em espécimes depositados em museus, o viés metodológico previsto pelo método de conservação, armazenamento e diferença da

medida do pesquisador que tomou as medidas não levaria a variação tão extrema como observadas neste estudo. Ainda, a variação temporal deste estudo demonstra um grande número de coletas das espécies e depósitos em museus em meados da década de 60 e 70. Isto muito provavelmente reflete o explosão de pesquisas sobre história natural e saúde pública que surgiram nessa época.

## 7. CONCLUSÃO

Assim como muitos organismos, os morcegos-vampiros apresentam heterogeneidade morfológica ao longo da distribuição geográfica. Sendo que *Desmodus rotundus*, o morcego-vampiro mais abundante e de mais ampla distribuição, apresenta um gradiente clinal latitudinal de tamanho do corpo. Neste gradiente, há um aumento do tamanho do corpo a medida que se afasta da Linha do Equador, o que condiz com a Regra de Bergmann. No entanto, ainda não está claro os mecanismos que melhor explicam a variação clinal da latitude, bem como para outros endotérmicos. E esta dificuldade se dá também pela natureza multidimensional dos nichos dos organismos.

*Desmodus rotundus* e *Diaemus youngi* apresentaram dimorfismo sexual de tamanho, como previsto pela literatura; embora *D. youngi* tenha exibido o oposto do que o descrito. É provável que o dimorfismo sexual de tamanho de *D. rotundus* seja resultante das diferenças ecológicas entre machos e fêmeas. Em *D. rotundus*, ainda, há uma tendência das fêmeas serem maiores do que os machos independentemente da latitude. Isto é, machos e fêmeas respondendo semelhantemente ao longo da latitude e, portanto, não suportando a Regra de Rensch. Contudo, ainda não há um consenso se as diferenças ecológicas entre machos e fêmeas podem causar a evolução do dimorfismo sexual de tamanho ou se a direção e a magnitude deste dimorfismo variam devido à variação nas fontes de seleção.

Variações temporais já foram registradas na literatura e até mesmo pontuadas com uma explicação que marca esta variação num momento no tempo evolutivo ou as flutuações geradas por processos ambientais periódicos. Mas ainda sim pouco é conhecido sobre o potencial para mudanças evolutivas rápidas em ecossistemas antropizados e as possíveis variações que poderão ocorrer, a partir de projeções futuras.

## 8. REFERÊNCIAS

- Abouheif, E., and D. J. Fairbairn. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *Am. Nat.* 149:340-362.
- Acha, P. N. and M. Malaga-Alba. 1988. Economic losses due to *Desmodus rotundus*. Pp. 207-214 *in*: A.M Greenhall and U. Schmidt, eds. Natural history of vampire bats. CRC Press, FL.
- Adams, D. C., J. O. Church. 2007. Amphibians do not follow Bergmann's Rule. *Evolution* 62:413-420.
- Adams, R.A., and S. C. Pedersen. 2000. Ontogeny, Functional Ecology and Evolution of Bats. Cambridge University Press, Cambridge, MA.
- Altenbach, J.S. 1979. Locomotor morphology of vampire bat, *Desmodus rotundus*. Special Publication 6, The American Society of Mammalogists, Pennsylvania.
- Altringham, J.D. 1996. Bats: biology and behavior. OUP Oxford, Oxford, UK.
- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Arita, H. 1993. Rarity in Neotropical bats: correlations with phylogeny, diet, and body mass. *Ecol. Appl.* 3:506-517.
- Ashton, K. G. 2002. Patterns of within-species body size variation of birds: Strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecol. Biogeogr.* 11:505-523.
- Ashton, K. G. M. C. Tracy, A., and De Queiroz. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *The Am. Nat.* 156: 390-415.
- Ashton, K.G., and C. R. Feldmann. 2003. Bergman's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57:1151-1163.
- Astúa, D. 2010. Cranial sexual dimorphism in New World marsupials and the test of Rensch's rule in Didelphidae. *J. Mammal.* 91:1011-1024.
- Badyaev, A. 2002. Growing apart: an ontogenic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends Ecol. Evol.* 17:369-378.
- Belk, M. C., and D. D. Houston. 2002. Bergmann's rule in ectotherms: A test using freshwater fishes. *The Am. Nat.* 160:803-808.
- Berry, J. F., and R. Shine. 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (order Testudines). *Oecologia* 44:185-191.
- Blackburn, T. M., K. J. Gaston, and N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: A clarification of Bergmann's rule. *Diversity Distrib.* 5:165-174.
- Blackburn, T. M., and B. A. Hawkins. 2004. Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America. *Ecography* 27:715-724.
- Blackenhorn, W. U., R. C. Stilwell, K. A. Young, C. W. Fox, and K. G. Aston. 2006. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution* 60:2004-2011.
- Bonaccorso, F. J. and B. K. McNab. 1997 Plasticity in the energetics of the southern blossom bat, *Syconycteris australis*. *J. Mammal.* 78:1073-1078
- Briscoe, N. J., A. Krockenberger, K. A. Handasyde, and M. Kearney. 2014. Bergmann meets Scholander: geographical variation in body size and insulation in the cola is related to climate. *J. Biogeog.* 42:791-802.
- Brown, J. H. A. Kodric-Brown, and R. M. Sibly. 2013. On body size and life history of mammals. Pp. 206-234. *In*: Smith, F.A. and Lyons S.K., eds. Animal body size: linking pattern and process across space, time, and taxonomic group. The University of Chicago Press, IL.

- Ceballos, C.P. O. Hernández, M. A. Morales-Bitacourt, and F. Trujillo. 2012. *Podocnemis expnasa*. Pp. 367-374. in: Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia (Páez, V.P.; Morales- Betacourt, M.A., Lasso, C.A.; Castano-Mora, O.V.; Bock, B. (eds). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Clutton-Brock, T. H, P. H. Harvey. 1983. The functional significance of variation in body size among mammals. Pp. 632–663. in: Eisenberg, J. F and D.G. Kleiman, eds. *Advances in the Study of Mammalian Behavior*. Special Publication of the American Society of Mammalogists, 7
- Colwell, R. K. 2000. Rensch' rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *The Am. Nat.* 156: 495-510.
- Constantine, D. G. 1970. Bats in relation to the health, welfare, and economy of man. Pp. 320-468. in: Wimsatt, W. A., ed. *Biology of bats*. Academic Press, New York.
- Cooper, N. and A. Purvis. 2010 Body size evolution in mammals: complexity in tempo and mode. *The Am. Nat.* 175:727-738.
- Cox, R. M., S. L. Skelly, and H. B. John-Alder. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57:1653–1669.
- Crespo, J. A.; J.M. Vanella, J. M., B. J. Blood, and J. M. De Carlo. 1961. Observaciones ecologicas del vampiro *Desmodus r. rotundus* (E. Geoffroy) en el norte de Cordoba. *Revista del Museo Argentino Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia'*. *Ecologia* 6:131-160.
- DelPietro, H.A., N. Marchevsky, and E. Simonetti. 1992. Relative population densities and predation of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in natural and cattle-raising areas in north-east Argentina. *Prev. Vet. Med.* 14:13-20.
- ESRI, 2011. ArcGIS Desktop: 9.3. Redlands, CA: Environmental Sytems Research Institute
- Evin, A., I, Horáček, I. and P. Hulva. 2011. Phenotypic diversification and island evolution of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus* group) in the Mediterranean region inferred from geometric morphometrics and molecular phylogenetics. *J. Biogeog.* 38:2091–2105.
- Fairbairn, D.J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and in females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28:659–687.
- Fairbairn, D. J., and R. F. Preziosi. 1994. Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism in the water strider, *Aquarius remigis*. *Am. Nat.* 144:101–108.
- Fairbairn, D. J., W. U. Blanckenhorn, and T. Szekely. 2007. *Sex, size, and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford Univ. Press, Oxford, U.K
- Fernandez, A. A. Tablante, F. Bartoli, S. Bequin, and R. Aptiz-Castro R. 1998. Expression of biological activity of draculin, the anticoagulant factor from vampire bat saliva is strictly dependent on the appropriate glycosylation of the native molecule. *Biochem. Bioph. Acta.* 1425:291-299.
- Freckleton, R. P., P.H. Harvey, and M. Pagel. 2003. Bergmann's rule and body size in mammals. *The Am. Nat.* 161:821-825.
- Frýdlová, P. and D. Frynta. 2010. A test of Rensch's rule in varanid lizards. *Biol. J. Linn. Soc.* 100:293–306.
- Futuyma, D.J. 2009. *Evolution*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

- Galetti, M.; R. Guevara, M. C. Côrtes, R. Fadini, S. Von Matter, A. B. Leite, F. Labecca, T. Ribeiro, C. S. Carvalho, R. G. Collevatti, M. M. Pires, P. R. Guimarães Jr., P. H. Brancalion, M. C. Ribeiro, and P. Jordano. 2013. Functional Extinction of Birds Drives Rapid Evolutionary Changes in Seed Size. *Science*. 340:1086-1090.
- Gaston, K.J. T. M. Blackburn. 2000 *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Publishing company.
- Geist, V. 1990. Bergmann's rule is invalid: a reply to J. D. Paterson. *Can. J. Zool.* 68:1613-1615.
- Greenhall, A. M. 1965. Notes on behavior of captive vampire bats. *Mammalia*. 29:441-451.
- Greenhall, A. M. and U. Schmidt. 1988. Feeding behavior. Pp. 111-131. *in*: Greenhall, A. M. and U. Schmidt., eds. *Natural history of vampire bats*. CRC Press, FL.
- Greenhall, A. M. and W. A. Schutt, Jr. 1996. *Diaemus youngi*. *Mammalian Species* 533:1-7.
- Greenhall, A. M., G. Joermann, and U. Schmidt. 1983. *Desmodus rotundus*, Vampire Bat. *Mammal. Spec.* 202:1-6.
- Greenhall, A.M., U. Schmitt, and G. Joermann. 1984. *Diphylla ecaudata*. *Mamm. Spec.* 227:1-3.
- Hair, J.H.Jr; Anderson, R.E.; Tatham, R.L.; Black, W.C. 2005. *Análise Multivariada de Dados*. 5ed. Bookman, Porto Alegre, Brazil.
- Hall, C. A. S., J. A. Stanford, and F. R. Hauer. 1992. The distribution and abundance of organisms as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients. *Oikos*. 65:377-390.
- Hammer Ø., D. A. T. Harper, and P. D. Ryan. 2001 PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontol. Electron.* 4:9.
- Husak, J F and J. A. McGuire. 2014 Does 'gliding while gravid' explain Rensch's rule in flying lizards? *Biol. J. Linn. Soc.* 113:270–282.
- Huxley, J. 1938 Clines: an auxiliary taxonomic principle. *Nature* 142:210-220.
- Issac, N.J.B., K. E. Jones, J. L. Gittleman, and A. Purvis. 2005. Correlates of species richness in mammals: body size, life history, and ecology. *The Am. Nat.* 165:600-607.
- Jackson, R. B. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical approaches. *Ecology*. 74:2204–2214.
- James, F.C. 1970. Geographic size variation in birds and it's relationship to climate. *Ecology* 51:365–390.
- Johnston, R. F. and R. K. Selander, R.K. 1973. Evolution in the house sparrow III. Variation in size and sexual dimorphism in Europe and North and South America. *The Am. Nat.* 107:373–390.
- Jones K. E, and Purvis A. 2005. An optimum body size for mammals? Comparative evidence from bats. *Funct. Ecol.* 11:751–756.
- Jones, J. K. Jr. 1958. Pleistocene bats from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 9:389-396.
- Katzmarzyk, P. T., and W. R. Leonard. 1998. Climatic influences on human body size and proportions: ecological adaptations and secular trends. *Am. J. Phys. Anthropol.* 106:483–503.
- Kindlman, P., A. F. G. Dixon, and I. D. Lkova. 1999. Does body size optimization result in skewed body size distribution on a logarithmic scale? *The Am. Nat.* 153: 445-447.

- Koopman, K. F. 1988. Systematics and distribution. Pp. 7-17 *in*: A. M. Greenhall and U. Schmidt, eds. Natural History of Vampire Bats. CRC Press, Boca Raton.
- Kunz, T. H., and M. B. Fenton. 2003. Bat ecology. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Kunz, T. H., and M. B. Fenton. 2005. Bat Ecology. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Kunz, T. H., and S. Parsons. 2009. Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats, Second Edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Kwon, M., and A. L. Gardner. 2007. Subfamily Desmodontinae J. A. Wagner, 1840. Pp.218–224. *in*: A. L. Gardner, ed. Mammals of South America. Vol. 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- LaVal, R. K. 1970. Banding returns and activity periods of some Costa Rican bats. SouthWest. Nat. 15:1-10.
- Lee, D. N., M. Papes, and R. A. Van Den Bussche. 2012. Present and Potential Future Distribution of Common Vampire Bats in the Americas and the Associated Risk to Cattle. PLoS ONE 7.
- Lindenfors, P., J. L. Gittleman, and K. E. Jones. 2007. Sexual size dimorphism in mammals. Pp. 16-26. *in*: D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn, and T. Székely, eds. Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Lislevand, T., T. Figuerola, and T. Székely. 2007. Avian body sizes in relation to fecundity, mating system, display behaviour and resource sharing. Ecology 88:1605.
- Lyman, C. P., and W. A. Wimsatt. 1966. Temperature regulation in the vampire bat, *Desmodus rotundus*. Physiol. Zool. 39:101-109.
- Lyons, S.K. and F. A. Smith. 2013. Macroecological patterns of body size in mammals. Pp. 116-145. *in*: Smith, F. A. and S.K. Lyons, eds. Animal body size: linking pattern and process across space, time, and taxonomic group. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Martins, F.M., and M. Hubbe. 2012. Craniometric diversity of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in Central and South America. J. Mammal. 93:579-588.
- Martins, F. M., A. D. Ditchfield, D. Meyer, and J. S. Morgante. 2007. Mitochondrial DNA phylogeography reveals marked population structure in the common vampire bat, *Desmodus rotundus* (Phyllostomidae). J. Zool. Syst. Evol. Res. 45:372-378.
- Massad, E., F. A. Coutinho, M. N. Burattini, P. C. Sallum, and L. F. Lopez. 2001. A mixed ectoparasite-microparasite model for bat-transmitted rabies, Theor. Popul. Biol. 60:261-276.
- Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- McCracken, G. F, and J. W. Bradbury. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat, *Phyllostomus hastatus*. Behav. Ecol. and Sociobiol. 8:11–34.
- McFarland, W. N., and W. A. Wimsatt. 1969. Renal function and its relation to the ecology of the Vampire Bat, *Desmodus rotundus*. Comp. Biochem. Physiol. 28:985-1006.
- McNab, B. K. 1973. Energetics and the distribution of vampires. J. Mammal. 54:131-144.
- McNab, B. K. 2002. Minimizing energy expenditure facilitates vertebrate persistence on oceanic islands. Ecol. Lett. 5:693-704.
- Miguel Pinto, L. C. 2009. Genetic diversity of the common vampire bat *D. rotundus* in Ecuador: testing cross-andean gene flow. 60p. Dissertation (Master of Ciencias, Biología) – Texas Tech University, TX.

- Myers P. 1978. Sexual dimorphism in size of vespertilionid bats. *Am. Nat.* 112:701–711.
- Morgan, G. S. 1991. Neotropical Chiroptera from the Pliocene and Pleistocene of Florida. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 206:176-213.
- Olalla-Tárraga, M.A., M. A. Rodríguez, and B. A. Hawkins. 2006. Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. *J. Biogeog.* 33:781-793.
- Olalla-Tárraga, M.A., and M. A. Rodríguez. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Glob. Ecol. Biogeog.* 16:606-617.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, and H. Wagner. 2013. *Vegan. Community Ecology Package. Version 2.0-10.*
- Pagel, M.D., R. M. May, and A. R. Collie. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *The Am. Nat.* 137:791-815.
- Patricio-Costa 2011. *Ecologia molecular de Desmodus rotundus (Chiroptera: Phyllostomidae) no Parque Estadual de Campinhos, Paraná, Brasil. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Zoologia) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil.*
- Patterson, B. D., V. Pacheco, and S. Solari. 1996. Distributions of bats along a elevational gradients in the Andes of southeast of Peru. *J. Zool. Lond.* 240:637-658.
- Price, S. A., and Hopkins, S.B. 2015. The macroevolutionary relationship between diet and body mass across mammals. *Biol. J. Linn. Soc.*
- Punzalan D, and D. J. Hosken. 2010. Sexual dimorphism: why the sexes are (and are not) different. *Curr. Biol.* 20: R972–R973.
- Purvis, A., and P. H. Harvey. 1997. The right size for a mammal. *Nature.* 386:332-333.
- Purvis, A., S. A. Fritz, J. Rodriguez, P. H. Harvey, and R. Grenyer. 2011. The shape of mammalian phylogeny: patterns, processes and scales. *Philos. T. Roy. Soc. B.* 366:2462-2477.
- Raia, P., F. Carotenuto, F. Passaro, D. Fulgione, and M. Fortelius. 2012. Ecological specialization i fossil mammals explain cope's rule. *The Am. Nat.* 179:328-337.
- Rangel, T. F., J. A. F. Diniz-Filho, and L. M. Bini. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33:46-50.
- Rees, J.W. 1971. Mandibular variation with sex and age in white-tailed deer in Canada. *J. Mammal.* 52:223–226.
- Rensch, B. 1960. *Evolution above the species level.* Columbia University Press, New York, NY.
- Robinson, J. G. and K. H. Redford. 1986. Body size, diet, and population density of Neotropical forest mammals. *The Am. Nat.* 128:665-680.
- Rodríguez, M. A., I. L. López-Sañudo, and B. A. Hawkins. 2006. The geographic distribution of mammal body size in Europe. *Glob. Ecol. Biogeog.* 15:185-193.
- Rodríguez, M. A., M. A. Olalla-Tárraga, and B. A. Hawkins. 2008. Bergmann's rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere. *Glob. Ecol. Biogeog.* 17:274-283.
- Safi, K., S. MEIRI, and K. E. Jones. 2013. Evolution of body size in bats. Pp. 187-205 *in:* Smith, F. A. and S.K. Lyons, eds. *Animal body size: linking pattern and process across space, time, and taxonomic group.* The University of Chicago Press, Chicago, IL.



- Schmidt, U. 1995. Vampirfledermäuse - Familie Desmodontinae (Chiroptera). Die Neue Brehm Bücherei. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Germany.
- Schmidt, U. 1988. Reproduction. Pp. 99-110 *in*: Greenhall, A. M and U. Schmidt, eds. Natural history of vampire bats. CRC Press, FL.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. Scaling: Why is animal size so important? Cambridge University Press, NY.
- Schoener, T. W. 1977. Competition and the niche. Pp. 35–136. *in*: Gans, C., and D. Tinkle, eds. Biology of the reptilia, vol. 4. Academic Press, New York, NY.
- Shine, R. 1988. Evolution of large body size in females: A critique of Darwin's fecundity advantage model. *The Am. Nat.* 131:124-131.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual size dimorphism: a review of the evidence. *Q. Rev. Biol.* 64:419– 461.
- Sibly, R.M., W. Zuo, A. Kodric-Brown, and J. H. Brown. 2012. Rensch's rule in large herbivorous mammals derived from metabolic scaling. *The Am. Nat.* 179:169-177.
- Simmons, N. B. 2005. Chiroptera. Pp. 159-174 *in*: Rose K., and D. Archibald, eds. Origins of the major clades of placental mammals. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Simmons, N. B., and T. Conway. 2003. Evolution of ecological diversity in bats. Pp. 493-535 *in*: Kunz, T., and M. B. Fenton, eds. Bat Ecology. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Smith, F. A., A. G. Boyer, J. H. Brown, D. P. Costa, T. Dayan, S. K. M. Ernest, A. R. Evans, Fortelius, M. J. L. Gittleman, M. J. Hamilton, L. E. Harding, K. Kintulaakso, Lyons, S. K., C. McCain, J. G. Okie, J. J. Saarinen, R. M. Sibly, P. R. Stephens, J. Theodor, and M. D. Uhen. 2010. The evolution of maximum body size of terrestrial mammals. *Science*. 330: 1216-1219.
- Smith, F.A., J. L. Betancourt, and J. H. Brown. 1995. Evolution of body size in the woodrat over the past 25,000 years of climate-change. *Science*. 270: 2012-2014.
- Smith, F. A. and S. K. Lyons. 2011. How big should a mammal be? A macroecological look at mammalian body size over space and time. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lon. B*. 366:2364-2378.
- Stamps, J.A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. Pp. 169–204 *in*: Huey, R.B., E.R. Pianka, and T.W. Schoener. Lizard ecology: studies of a model organism. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Stephens, P.R., and Wiens, J. J. 2009. Evolution of sexual size dimorphisms in emydid turtles: ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. *Evolution* 63:910-925.
- Stevens, R. D., M. R. Willig, and R. E. Strauss. 2006. Latitudinal gradients in the phenetic diversity of New World bat communities. *Oikos*. 112:41-50.
- Stillwell, R. C. 2010. Are latitudinal clines in body size adaptive? *Oikos*. 119:1387-1390.
- Stillwell, R. C., and G. Davidowitz. 2010. Sex differences in phenotypic plasticity of a mechanism that controls body size: Implications for sexual size dimorphism. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 277:3819-3826.
- Storz, J. F., H. R. Bhat, and T. H. Kunz. 2000. Social structure of a polygynous tent-making bat, *Cynopterus sphinx* (Megachiroptera). *J. Zool. (London)* 251:151–165.
- Storz, J. F., H. R. Bhat, and T. H. Kunz. 2001. Genetic consequences of polygyny and social structure in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx*. I. Inbreeding, outbreeding, and population subdivision. *Evolution*. 55:1215-1223.

- Swartz, S. M., P. W. Freeman, and E. F. Stockwell, 2003. Ecomorphology of bats: Comparative and experimental approaches relating structural design to ecology. Pp. 257-300. *in*: Kunz, T. H., and M. B. Fenton, eds. Bat ecology. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Székely, T., R. P. Freckleton, and J. D. Reynolds. 2004. Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. PNAS. 101:12224-12227.
- Suárez, W. 2005. Taxonomic status of the cuban vampire bat (Chiroptera: Phyllostomidae: Desmodontinae: *Desmodus*). Carib. J. of Science. 41:761-767.
- Thomas, G. H., S. Meiri, and A. B. Phillimore. 2009. Body size diversification in anolis: novel environment and island effects. Evolution. 63: 2017-2030
- Tomassini, A., P. Colangelo, P. Agnelli, G. Jones, and D. Russo. 2013. Cranial size has increased over 133 years in a common bat, *Pipistrullus kuhlii*: a response to changing climate or urbanization? J. Biogeog. 41: 944-953.
- Trajano, E. 1981. Padrões de distribuição e movimentos de morcegos cavernícolas no Vale do Rio Ribeira de Iguape, São Paulo. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- Trajano, E. and de Vivo, M. *Desmodus draculae* Morgan, Linares and Ray, 1988, reported for Southeastern Brasil, with paleoecological comments (Phyllostomidae, Desmodontinae 1991). Mammalia 55:456-559.
- Turner, D. C. 1975. The Vampire Bat: a field study in behavior and ecology. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Tuttle, M. D. 1988. Introduction to the Natural History of Vampire Bats. Pp. 1-6. *in*: Greenhall, A. M. and U. Schmidt, eds. Natural history of vampire bats. CRC Press, Florida.
- Uieda, W. 1987. Morcegos hematófagos e a raiva dos herbívoros no Brasil. Pp. 13-29. *in*: Anais do Seminário de Ciências da Faculdades Integradas de Uberaba (FIUBE).
- Villa-R., B. 1966. Los murciélagos de Mexico. Instituto de Biología, Universidad Nacional de Mexico, Mexico.
- Voigt, C.; and Kelm, D.H. 2006. Host preference of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*; Chiroptera) assessed by stable isotopes. J. Mammal. 87:1-6.
- Watt, C., S. Mitchell, and V. Salewski. 2010. Bergmann's rule: a concept cluster? Oikos. 119:89-100.
- Wikelski, M. 2005. Evolution of body size in Galapagos marine iguanas. Proc. Roy. Soc. B. 272:1985-1993.
- Wilkinson, G. S. 1985. The social organization of the common vampire bat. II. Mating system, genetic structure, and relatedness. Behav. Ecol. Sociobiol. 17:123-134.
- Wilkinson, G. S. 1990. Food sharing in vampire bats. Scientif. Am. 262:64-70.
- Wilkinson, G. S., F. Breden, J. E. Mank, M. G. Ritchie, A. D. Higginson, J. Radwan, J. Jaquiere, W. Salzburger, E. Arriero, S. M. Barribeau, P. C. Phillips, S. C. P Renn, L. Rowe. 2015. The locus of sexual selection: moving sexual selection studies into the post-genomics era. J. Evol. Biol. 28:739-755.
- Willig, M. R., S. K. Lyons, and R. D. Stevens. 2009. Spatial methods for the macroecological study of bats. Pp. 216-245. *in*: Kunz, T. H., and Parsons, S., eds. Ecological and Behavioral methods for the study of bats. 2nd edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

## ANEXOS

**ANEXO 1: Indivíduos de Desmodontinae amostrados em cada uma das coleções científicas.**

<b>Espécie</b>	<b>Coleção</b>	<b>Nº Tombo</b>	<b>País</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	391778	Chile	-19.12	-70.13
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	391779	Chile	-19.12	-70.13
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	391780	Chile	-19.12	-70.13
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	391781	Chile	-19.12	-70.13
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	506531	Belize	16.24	-89.02
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	506532	Belize	16.26	-88.95
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	506533	Belize	16.24	-89.02
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	506534	Belize	16.24	-89.02
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	506535	Belize	16.24	-89.02
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	245140	Guatemala	17.06	-89.38
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	245141	Guatemala	17.06	-89.38
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	245142	Guatemala	17.06	-89.38
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	245143	Guatemala	17.06	-89.38
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	245144	Guatemala	17.06	-89.38
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	260024	Guatemala	14.53	-91.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565043	Guatemala	15.06	-89.58
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	568521	Costa Rica	10.58	-83.53
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	568522	Costa Rica	10.58	-83.53
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565816	Costa Rica	10.30	-84.81
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565872	Costa Rica	10.00	-84.06
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	562871	Costa Rica	10.00	-84.06
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	559870	Costa Rica	10.00	-84.06
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	556869	Costa Rica	10.00	-84.06
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	553868	Costa Rica	10.00	-84.06
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565063	Guatemala	14.14	-90.66
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565062	Guatemala	14.14	-90.66
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565061	Guatemala	14.95	-89.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565060	Guatemala	14.95	-89.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565059	Guatemala	14.95	-89.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565058	Guatemala	14.95	-89.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565057	Guatemala	14.95	-89.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565056	Guatemala	14.95	-89.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565055	Guatemala	14.95	-89.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565054	Guatemala	14.95	-89.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565053	Guatemala	14.95	-89.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565052	Guatemala	14.95	-89.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565051	Guatemala	15.01	-89.71
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565050	Guatemala	15.01	-89.71
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565048	Guatemala	15.01	-89.71
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565047	Guatemala	15.01	-89.71
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565046	Guatemala	15.01	-89.71
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565045	Guatemala	15.01	-89.71
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565044	Guatemala	15.15	-89.48
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126556	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126557	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126559	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126560	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126561	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126562	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	100347	México	19.85	-90.53
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	100348	México	19.85	-90.53
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	100349	México	19.85	-90.53

<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	100350	México	19.85	-90.53
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565467	Honduras	14.58	-88.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565466	Honduras	14.61	-88.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565465	Honduras	14.61	-88.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	565464	Honduras	14.76	-88.78
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	559707	México	18.78	-99.68
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	559708	México	18.78	-99.68
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	559709	México	18.78	-99.68
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	559710	México	18.78	-99.68
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	559712	México	17.41	-99.15
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	559713	México	19.18	-100.13
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	559714	México	20.77	-104.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	50777	México	20.77	-104.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	50776	México	20.77	-104.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	55911	México	17.60	-101.20
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126563	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126564	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126565	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126566	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126567	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126568	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126569	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126570	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126571	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126572	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126573	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126574	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126575	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126576	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126577	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126578	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126580	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126581	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126582	México	17.68	-101.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	329454	México	17.50	-99.66
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	329455	México	17.50	-99.66
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	329456	México	17.50	-99.66
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508830	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508831	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508832	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508833	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508834	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508835	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508836	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508837	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508838	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508839	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508840	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508841	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508842	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508843	México	22.23	-105.65
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	36013/20901	México	18.91	-99.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	51134	México	18.91	-99.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	51145	México	18.91	-99.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	51146	México	18.91	-99.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	51147	México	18.91	-99.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	51148	México	18.91	-99.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	51149	México	18.91	-99.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126445	México	19.50	-101.41

<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	126446	México	19.50	-101.41
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	554289	México	17.55	-92.95
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	559715	México	24.20	-106.64
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	556320	México	24.61	-100.18
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	556321	México	24.61	-100.18
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	556322	México	24.61	-100.18
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	556323	México	24.61	-100.18
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	556324	México	22.50	-101.51
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	556325	México	22.50	-101.51
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	556326	México	22.50	-101.51
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	37313/13202	México	16.46	-94.18
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	511491	México	22.26	-104.58
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	511492	México	22.26	-104.58
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	523434	México	22.26	-104.58
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	523435	México	22.26	-104.58
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	523436	México	21.20	-105.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	523437	México	21.20	-105.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508845	México	21.16	-105.23
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508846	México	21.16	-105.23
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508848	México	21.16	-105.23
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508849	México	21.16	-104.46
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	508850	México	21.16	-104.46
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	511489	México	20.82	-104.45
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	511490	México	22.26	-104.58
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	37542/7831	México	18.85	-97.10
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	123812	México	19.70	-97.11
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	123813	México	19.70	-97.11
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	123814	México	19.70	-97.11
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	123815	México	19.70	-97.11
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	329459	México	19.70	-97.11
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	144470	México	19.70	-97.11
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	179616	Panamá	8.20	-81.00
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	179617	Panamá	8.20	-81.00
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	179618	Panamá	8.20	-81.00
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	261410	Panamá	8.10	-81.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	261411	Panamá	8.10	-81.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	261412	Panamá	8.10	-81.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	261413	Panamá	8.10	-81.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	261414	Panamá	8.10	-81.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	261415	Panamá	8.10	-81.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	261416	Panamá	8.10	-81.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	261417	Panamá	8.10	-81.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	261418	Panamá	8.10	-81.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	303243	Panamá	8.99	-79.58
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	305566	Panamá	9.15	-79.61
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	305567	Panamá	9.15	-79.61
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	305568	Panamá	9.15	-79.61
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	305569	Panamá	7.85	-80.66
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	306776	Panamá	7.95	-77.50
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	306777	Panamá	7.95	-77.50
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	306784	Panamá	7.95	-77.50
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	310252	Panamá	7.95	-77.50
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	312883	Panamá	8.99	-79.58
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	312884	Panamá	8.99	-79.58
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	312885	Panamá	8.99	-79.58
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	312886	Panamá	8.99	-79.58
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	314256	Panamá	8.85	-82.56
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	314257	Panamá	8.85	-82.56
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	314258	Panamá	8.85	-82.56





<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	331899	Panamá	8.68	-82.63
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	331900	Panamá	8.68	-82.63
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	331901	Panamá	8.68	-82.63
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	331902	Panamá	8.68	-82.63
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	331903	Panamá	8.68	-82.63
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	331904	Panamá	8.68	-82.63
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	331905	Panamá	8.60	-82.63
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	331906	Panamá	8.36	-82.43
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	331907	Panamá	8.43	-82.43
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	332057	Panamá	8.99	-79.58
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	335394	Panamá	9.60	-82.81
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	335395	Panamá	8.66	-77.46
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	335396	Panamá	8.66	-77.46
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	335397	Panamá	8.66	-77.46
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	335398	Panamá	8.66	-77.46
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363062	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363063	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363064	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363065	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363066	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363067	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363068	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363069	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363070	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363071	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363072	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363073	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363074	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363075	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363076	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	363077	Panamá	7.51	-78.17
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	457964	Panamá	8.63	-80.11
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	121163	Bolívia	-16.40	-67.51
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	121164	Bolívia	-16.40	-67.51
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	121165	Bolívia	-16.40	-67.51
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	121166	Bolívia	-17.50	-66.00
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	564333	Bolívia	-14.50	-66.63
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	564334	Bolívia	-14.50	-66.63
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	141380	Brasil	-23.76	-45.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	141381	Brasil	-23.76	-45.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	361767	Brasil	-1.45	-48.48
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	361768	Brasil	-1.45	-48.48
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	361769	Brasil	-1.45	-48.48
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	391103	Brasil	-19.45	-44.23
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281123	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281124	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281126	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281127	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281128	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281129	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281132	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281133	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281134	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281135	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281137	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281138	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281139	Colômbia	10.16	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281140	Colômbia	10.37	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281141	Colômbia	10.37	-73.40



<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281142	Colômbia	10.37	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281143	Colômbia	10.37	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281147	Colômbia	10.37	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281148	Colômbia	10.37	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	281149	Colômbia	10.37	-73.40
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	483944	Colômbia	3.43	-76.52
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	499509	Colômbia	5.85	-73.89
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	499510	Colômbia	5.85	-73.89
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	513479	Equador	-2.23	-80.06
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	522573	Equador	-1.55	-79.73
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	522574	Equador	-2.98	-79.63
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	534317	Equador	-1.55	-79.73
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	534318	Equador	-1.55	-79.73
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	534319	Equador	-1.55	-79.73
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	534320	Equador	-1.55	-79.73
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	336979	Guiana	2.83	-59.51
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	336980	Guiana	2.83	-59.51
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	336981	Guiana	2.83	-59.51
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	336982	Guiana	2.83	-59.51
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	114992	Paraguai	-25.66	-59.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	114993	Paraguai	-25.66	-59.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	114995	Paraguai	-25.66	-59.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	114997	Paraguai	-25.66	-59.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	115001	Paraguai	-25.66	-59.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	116784	Paraguai	-25.66	-59.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	461894	Paraguai	-25.06	-57.10
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	194456	Peru	-13.47	-72.11
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	499222	Peru	-8.38	-74.53
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	566549	Peru	-12.25	-70.90
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	122130	Guiana	5.5	-55.10
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	122131	Guiana	5.5	-55.10
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	536940	Trinidad and Tobago	10.58	-61.21
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	583062	Belize	16.51	-88.81
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	549500	Brasil	-3.63	-52.36
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	549501	Brasil	-3.65	-52.36
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	530988	Brasil	-3.11	-60.0
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	441515	Colômbia	11.41	-73.06
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	528564	Equador	-0.41	-78.13
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	528565	Equador	-0.41	-78.13
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	548322	Equador	-1.46	-77.98
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	548323	Equador	-1.46	-77.98
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	548324	Equador	-1.46	-77.98
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	548325	Equador	1.23	-77.66
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	548328	Equador	-1.46	-77.98
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	548329	Equador	-1.46	-77.98
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	548330	Equador	-1.46	-77.98
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	548331	Equador	-1.46	-77.98
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	548332	Equador	-1.46	-77.98
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	548333	Equador	-1.46	-77.98
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	548334	Equador	-1.46	-77.98
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	574562	Equador	-1.11	-76.36
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	598208	Colômbia	3.31	-76.48
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	598256	Colômbia	3.31	-76.48
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	598562	Colômbia	4.39	-76.19
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	598563	Colômbia	4.39	-76.19
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	598564	Colômbia	4.39	-76.19
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	582348	Guiana	7.34	-60.48
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	449863	Panamá	9.23	-82.26
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	449864	Panamá	9.23	-82.26

<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	449867	Panamá	9.21	-82.25
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	464352	Panamá	9.28	-82.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	464353	Panamá	9.28	-82.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	464354	Panamá	9.28	-82.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	464355	Panamá	9.28	-82.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	464356	Panamá	9.28	-82.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	464357	Panamá	9.28	-82.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	464358	Panamá	9.28	-82.08
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	464830	Panamá	9.38	-82.26
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	464832	Panamá	9.38	-82.26
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	464833	Panamá	9.33	-82.21
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	575576	Panamá	8.91	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	575577	Panamá	8.91	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	575579	Panamá	8.91	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	575580	Panamá	8.91	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	578358	Panamá	9.15	-82.03
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	578360	Panamá	9.15	-82.03
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	578362	Panamá	9.15	-82.03
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	578363	Panamá	9.16	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	578364	Panamá	9.16	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	578365	Panamá	9.16	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	578366	Panamá	9.16	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	578367	Panamá	9.16	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	578368	Panamá	9.16	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	578369	Panamá	9.16	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	578370	Panamá	9.16	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	578371	Panamá	9.16	-81.91
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	579155	Panamá	9.18	-82.11
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	579156	Panamá	9.18	-82.11
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	579158	Panamá	9.18	-82.11
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	579159	Panamá	9.18	-82.11
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	115313	Venezuela	8.59	-71.14
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	172938	Venezuela	8.59	-71.14
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370851	Venezuela	10.50	-66.92
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370852	Venezuela	9.51	-70.66
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370853	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370854	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370856	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370858	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370859	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370860	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370861	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370862	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370863	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370864	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370865	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370868	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	370869	Venezuela	9.31	-70.60
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372403	Venezuela	10.35	-68.15
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372404	Venezuela	10.35	-68.15
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372405	Venezuela	10.35	-68.15
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372406	Venezuela	10.35	-68.15
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372410	Venezuela	10.35	-68.15
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372412	Venezuela	10.35	-68.15
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372444	Venezuela	10.35	-68.15
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372445	Venezuela	10.35	-68.15
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372477	Venezuela	10.45	-68.32
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372478	Venezuela	10.45	-68.32
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372479	Venezuela	10.45	-68.32

<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372480	Venezuela	10.45	-68.32
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	372481	Venezuela	10.45	-68.32
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	373871	Venezuela	6.52	-67.32
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	373872	Venezuela	6.52	-67.32
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	373873	Venezuela	6.52	-67.32
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	373874	Venezuela	6.52	-67.32
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	373876	Venezuela	6.52	-67.32
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	373879	Venezuela	6.21	-67.45
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	373880	Venezuela	6.21	-67.45
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	373883	Venezuela	10.45	-68.31
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	373884	Venezuela	10.45	-68.31
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	373885	Venezuela	10.45	-68.31
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	373886	Venezuela	10.45	-68.31
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	387642	Venezuela	10.32	-66.81
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	387650	Venezuela	10.34	-65.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	387651	Venezuela	10.34	-65.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	387653	Venezuela	10.34	-65.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	387654	Venezuela	10.34	-65.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	387655	Venezuela	10.34	-65.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	387656	Venezuela	10.34	-65.97
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405696	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405697	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405698	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405699	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405700	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405701	Venezuela	10.44	-64.02
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405707	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405708	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405709	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405710	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405711	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405712	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405713	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405714	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405715	Venezuela	11.03	-63.86
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405728	Venezuela	10.95	-63.85
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405729	Venezuela	10.95	-63.85
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405730	Venezuela	10.95	-63.85
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405731	Venezuela	10.95	-63.85
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405732	Venezuela	8.12	-63.54
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405734	Venezuela	8.12	-63.54
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405735	Venezuela	8.12	-63.54
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405736	Venezuela	8.12	-63.54
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405737	Venezuela	8.12	-63.54
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405738	Venezuela	8.12	-63.54
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405740	Venezuela	8.12	-63.54
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405741	Venezuela	8.12	-63.54
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405744	Venezuela	3.39	-65.46
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405745	Venezuela	3.39	-65.46
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405746	Venezuela	3.39	-65.46
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405747	Venezuela	3.39	-65.46
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405758	Venezuela	3.16	-65.55
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405762	Venezuela	3.15	-65.83
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405763	Venezuela	3.15	-65.83
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405764	Venezuela	3.15	-65.83
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	405766	Venezuela	3.15	-65.83
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409253	Venezuela	10.67	-63.33
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409255	Venezuela	10.67	-63.33
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409257	Venezuela	10.67	-63.33

<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409258	Venezuela	10.67	-63.33
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409259	Venezuela	10.66	-63.24
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409260	Venezuela	10.66	-63.24
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409261	Venezuela	10.66	-63.24
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409262	Venezuela	10.62	-63.02
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409314	Venezuela	5.33	-67.6
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409315	Venezuela	5.33	-67.6
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409316	Venezuela	5.33	-67.6
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409317	Venezuela	5.33	-67.6
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409318	Venezuela	5.33	-67.6
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409319	Venezuela	5.33	-67.6
<i>Desmodus rotundus</i>	USNM	409320	Venezuela	5.33	-67.6
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	1025	Brasil	-21.86	-46.50
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	1792	Brasil	-25.31	-49.28
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	1791	Brasil	-25.31	-49.28
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	987	Brasil	-25.31	-49.28
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	986	Brasil	-25.31	-49.28
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	974	Brasil	-25.31	-49.28
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	976	Brasil	-25.66	-48.50
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	768	Brasil	-24.66	-50.06
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	764	Brasil	-25.09	-50.16
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	765	Brasil	-25.09	-50.16
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	663	Brasil	-24.66	-50.06
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	763	Brasil	-25.09	-50.16
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5315	Brasil	-23.19	-49.75
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5269	Brasil	-24.04	-52.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX3638	Brasil	-26.22	-52.03
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5370	Brasil	-26.08	-53.06
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX4356	Brasil	-25.65	-48.51
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX3626	Brasil	-26.22	-52.03
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5262	Brasil	-24.50	-50.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5291	Brasil	-23.19	-49.75
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5261	Brasil	-23.29	-50.07
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5263	Brasil	-26.27	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5426	Brasil	-25.22	-49.34
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5340	Brasil	-26.15	-52.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5267	Brasil	-25.70	-52.92
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5341	Brasil	-25.22	-49.34
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5398	Brasil	-25.19	-49.31
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5274	Brasil	-25.19	-49.31
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX3636	Brasil	-26.22	-52.03
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX4189	Brasil	-24.85	-48.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5302	Brasil	-24.50	-50.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5365	Brasil	-26.17	-53.36
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5352	Brasil	-25.46	-50.65
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5299	Brasil	-25.22	-49.34
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5321	Brasil	-25.36	-49.45
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX4360	Brasil	-25.65	-48.51
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX4269	Brasil	-25.65	-48.51
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5354	Brasil	-25.52	-49.68
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX2245	Brasil	-25.08	-49.37
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX3752	Brasil	-25.92	-49.19
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5374	Brasil	-24.52	-49.94
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5265	Brasil	-25.88	-52.90
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5430	Brasil	-25.52	-49.68
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5349	Brasil	-26.14	-53.02
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5286	Brasil	-26.25	-53.63
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX5273	Brasil	-25.19	-49.31
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX4274	Brasil	-25.66	-48.50

<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX3637	Brasil	-26.22	-52.03
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX3634	Brasil	-26.22	-52.03
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX4263	Brasil	-25.65	-48.51
<i>Desmodus rotundus</i>	MHNCI	CTX3550	Brasil	-23.55	-50.25
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	6149	Brasil	-19.91	-43.91
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	7272	Brasil	-19.00	-57.65
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	7274	Brasil	-19.00	-57.65
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	7276	Brasil	-19.00	-57.65
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	7732	Brasil	-12.05	-63.56
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	1362	Brasil	-19.50	-44.81
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	13638	Brasil	-14.48	-46.11
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	13639	Brasil	-14.48	-46.11
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	13641	Brasil	-14.48	-46.11
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	13642	Brasil	-14.48	-46.11
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	13643	Brasil	-14.48	-46.11
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14216	Brasil	-19.88	-47.45
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31860	Brasil	-15.11	-44.16
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31729	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31730	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31732	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31735	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31736	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15128	Brasil	-19.90	-43.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15132	Brasil	-19.90	-43.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15133	Brasil	-19.90	-43.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15137	Brasil	-19.90	-43.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15138	Brasil	-19.90	-43.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	28503	Brasil	-22.05	-52.75
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	28504	Brasil	-22.05	-52.75
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	28505	Brasil	-22.05	-52.75
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	28506	Brasil	-22.05	-52.75
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	28507	Brasil	-22.05	-52.75
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	28508	Brasil	-22.05	-52.75
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	28509	Brasil	-22.05	-52.75
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31741	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31743	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31744	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31746	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31747	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31749	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31750	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31751	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31752	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31754	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31755	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31756	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31757	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31759	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31760	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	31761	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14669	Brasil	-21.27	-47.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14670	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14671	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14675	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14680	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14682	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14683	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14686	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14687	Brasil	-7.51	-39.72

<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14689	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14690	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14691	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14692	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14693	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14694	Brasil	-7.51	-39.72
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	33921	Brasil	-24.55	-48.66
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	33922	Brasil	-24.55	-48.66
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34804	Brasil	-0.41	-65.01
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34805	Brasil	-0.41	-65.01
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34818	Brasil	-0.41	-65.01
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34027	Brasil	-0.97	-62.92
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34028	Brasil	-0.97	-62.92
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34828	Brasil	-0.97	-62.92
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34829	Brasil	-10.70	-48.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34830	Brasil	-24.53	-48.70
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34790	Brasil	-24.53	-48.70
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34791	Brasil	-25.01	-47.92
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34792	Brasil	-25.01	-47.92
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34793	Brasil	-25.01	-47.92
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34794	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34795	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34796	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34797	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34808	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34809	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34810	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34811	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34812	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34815	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34816	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34817	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34819	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34820	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34821	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34822	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34831	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34832	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34833	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34834	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34835	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34836	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34837	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34838	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34839	Brasil	-23.71	-46.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34840	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34841	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34842	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34843	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34844	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34845	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34849	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34850	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34851	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34852	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34853	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34856	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34857	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34858	Brasil	-0.15	-50.38

<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34888	Brasil	-0.15	-50.38
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	5775	Brasil	-20.36	-43.40
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14718	Brasil	-39.78	-76.67
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14777	Brasil	-39.72	-75.11
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14778	Brasil	-39.72	-75.11
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14939	Brasil	-8.00	-35.01
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	14940	Brasil	-8.00	-35.01
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15377	Brasil	-17.36	-40.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15378	Brasil	-17.36	-40.30
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	20202	Brasil	-8.05	-62.86
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	20203	Brasil	-8.05	-62.86
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	20500	Brasil	-12.98	-40.97
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	33317	Brasil	-13.41	-41.28
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	33512	Brasil	-9.27	-43.33
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	33513	Brasil	-8.44	-42.32
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	33514	Brasil	-5.36	-41.46
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	33515	Brasil	-5.36	-41.46
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	33516	Brasil	-5.36	-41.46
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	33517	Brasil	-5.36	-41.46
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34937	Brasil	-9.20	-43.48
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	34962	Brasil	-5.36	-41.46
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	12989	Brasil	-1.41	-56.85
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	12990	Brasil	-1.41	-56.85
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15140	Brasil	-21.36	-46.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15141	Brasil	-21.36	-46.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15142	Brasil	-21.36	-46.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15143	Brasil	-21.36	-46.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15145	Brasil	-21.36	-46.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15146	Brasil	-21.36	-46.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15147	Brasil	-21.36	-46.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15151	Brasil	-29.76	-51.14
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15152	Brasil	-29.76	-51.14
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	15157	Suriname	5.86	-55.16
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	33639	Brasil	-20.65	-40.51
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	1451	Brasil	-23.80	-45.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	6511	Brasil	-24.65	-48.17
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	9463	Brasil	-23.63	-45.86
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	11915	Brasil	-24.59	-48.70
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	11916	Brasil	-24.59	-48.70
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	11917	Brasil	-24.59	-48.70
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	11918	Brasil	-24.59	-48.70
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	11919	Brasil	-24.59	-48.70
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	11920	Brasil	-24.59	-48.70
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	11921	Brasil	-24.59	-48.70
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	11992	Brasil	-24.55	-48.66
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	11993	Brasil	-24.55	-48.66
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	9307	Brasil	-20.79	-43.93
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	7489	Brasil	-21.99	-47.42
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	7490	Brasil	-21.99	-47.42
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	7491	Brasil	-21.99	-47.42
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	7492	Brasil	-21.99	-47.42
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	7493	Brasil	-21.99	-47.42
<i>Desmodus rotundus</i>	MZUSP	7494	Brasil	-21.99	-47.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	256983	Argentina	-23.96	-64.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	183304	Argentina	-23.96	-64.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209748	Bolívia	-17.48	-64.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209749	Bolívia	-17.48	-64.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209750	Bolívia	-12.60	-64.30
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209753	Bolívia	-10.80	-65.38

<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209754	Bolivia	-10.80	-65.38
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209755	Bolivia	-10.80	-65.38
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209756	Bolivia	-10.80	-65.38
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209758	Bolivia	-10.80	-65.38
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209759	Bolivia	-12.73	-63.30
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209760	Bolivia	-12.73	-63.30
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209761	Bolivia	-12.73	-63.30
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209762	Bolivia	-12.73	-63.30
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209763	Bolivia	-12.73	-63.30
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	210955	Bolivia	-17.48	-64.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	210956	Bolivia	-17.48	-64.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	210957	Bolivia	-10.80	-65.38
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	210960	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	210961	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	215030	Bolivia	-17.48	-64.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	215031	Bolivia	-17.48	-64.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	261767	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	261768	Bolivia	-14.70	-66.06
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263476	Bolivia	-14.70	-66.06
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248182	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248181	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248180	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248179	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248178	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248191	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	38501	Bolivia	-17.38	-66.15
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263620	Bolivia	-19.06	-64.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263619	Bolivia	-19.06	-64.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248932	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248933	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248937	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248944	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248951	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248959	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248963	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248966	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248967	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	261769	Bolivia	-13.00	-68.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	261770	Bolivia	-13.00	-68.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263477	Bolivia	-16.66	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263478	Bolivia	-16.66	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263479	Bolivia	-16.68	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263480	Bolivia	-16.68	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263481	Bolivia	-16.68	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263482	Bolivia	-16.68	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	262638	Bolivia	-10.95	-66.05
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	262640	Bolivia	-11.43	-67.56
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	262641	Bolivia	-11.43	-67.56
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248971	Bolivia	-11.31	-68.50
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	246649	Bolivia	24.66	-63.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	266648	Bolivia	-17.90	-64.48
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	246413	Bolivia	-17.28	-62.96
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	246412	Bolivia	-17.28	-62.96
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	246411	Bolivia	-17.28	-62.96
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	246410	Bolivia	-17.28	-62.96
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	61752	Bolivia	-17.45	-63.66
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	260248	Bolivia	-18.46	-62.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	261766	Bolivia	-16.60	-62.70
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263211	Bolivia	-17.90	-64.48



<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	97044	Brasil	-0.74	-48.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	97045	Brasil	-0.74	-48.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	97046	Brasil	-0.74	-48.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	97047	Brasil	-0.74	-48.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	97048	Brasil	-0.74	-48.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	97049	Brasil	-0.74	-48.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	97050	Brasil	-0.74	-48.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	97051	Brasil	-0.74	-48.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	97052	Brasil	-0.74	-48.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235844	Brasil	-29.54	-51.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235845	Brasil	-29.54	-51.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235848	Brasil	-29.54	-51.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235849	Brasil	-29.54	-51.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235850	Brasil	-29.54	-51.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235851	Brasil	-29.54	-51.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235852	Brasil	-29.54	-51.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235853	Brasil	-29.54	-51.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235854	Brasil	-29.54	-51.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235855	Brasil	-29.54	-51.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235856	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235857	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235858	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235859	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235860	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235861	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	238008	Brasil	-31.33	-54.10
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	238009	Brasil	-31.33	-54.10
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	14567	Colômbia	11.23	-74.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	14568	Colômbia	11.23	-74.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	14569	Colômbia	11.23	-74.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	14570	Colômbia	11.23	-74.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	14572	Colômbia	11.23	-74.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	15096	Colômbia	11.23	-74.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	15097	Colômbia	11.23	-74.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	15098	Colômbia	11.23	-74.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	15099	Colômbia	11.23	-74.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	32774	Colômbia	4.15	-76.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	32775	Colômbia	4.15	-76.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	32776	Colômbia	4.15	-76.29
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	149234	Colômbia	6.03	-75.43
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	61577	Colômbia	6.03	-75.43
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	142157	Colômbia	4.15	-73.63
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	142202	Colômbia	4.15	-73.63
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	269414	Colômbia	3.53	-76.12
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	269415	Colômbia	3.53	-76.12
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	269416	Colômbia	3.53	-76.12
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	269417	Colômbia	3.53	-76.12
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	131806	Costa Rica	9.90	-83.68
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	131807	Costa Rica	9.90	-83.68
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	131808	Costa Rica	9.90	-83.68
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	47251	Equador	-3.71	-79.61
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	47252	Equador	-3.71	-79.61
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	47253	Equador	-3.71	-79.61
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	47254	Equador	-3.71	-79.61
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	47255	Equador	-3.71	-79.61
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	47256	Equador	-3.71	-79.61
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	47257	Equador	-3.71	-79.61
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	47258	Equador	-3.71	-79.61
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	47259	Equador	-3.71	-79.61

<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	62096	Equador	-2.16	-79.9
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	62097	Equador	-2.16	-79.9
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	62098	Equador	-2.16	-79.9
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	62099	Equador	-2.16	-79.9
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	62100	Equador	-2.16	-79.9
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	62101	Equador	-2.16	-79.9
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	71688	Equador	-1.46	-77.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	71689	Equador	-1.46	-77.93
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177863	El Salvador	13.92	-89.50
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	267211	Guiana Francesa	5.38	-52.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	267504	Guiana Francesa	5.38	-52.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	174303	Guatemala	15.48	-90.36
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	68568	Guatemala	14.2	-90.28
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235321	Guatemala	13.91	-90.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126456	Honduras	14.53	-86.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126458	Honduras	14.53	-86.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126459	Honduras	14.53	-86.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126460	Honduras	14.53	-86.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126461	Honduras	14.53	-86.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126462	Honduras	14.53	-86.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126749	Honduras	14.15	-87.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126751	Honduras	14.15	-87.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126753	Honduras	14.15	-87.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126755	Honduras	14.15	-87.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126750	Honduras	14.15	-87.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126758	Honduras	14.15	-87.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	126212	Honduras	14.10	-87.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	127598	Honduras	14.10	-87.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	127599	Honduras	14.10	-87.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	127600	Honduras	14.10	-87.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	127602	Honduras	14.10	-87.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	127604	Honduras	14.10	-87.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	127605	Honduras	14.10	-87.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	128226	Honduras	14.10	-87.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	128227	Honduras	14.10	-87.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	128232	Honduras	14.10	-87.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129753	Honduras	14.10	-87.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129754	Honduras	14.10	-87.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129042	Honduras	14.58	-88.58
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129044	Honduras	14.58	-88.58
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129045	Honduras	14.58	-88.58
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129046	Honduras	14.58	-88.58
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129047	Honduras	14.58	-88.58
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129048	Honduras	14.58	-88.58
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129755	Honduras	14.75	-88.55
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129757	Honduras	14.75	-88.55
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129035	Honduras	14.70	-88.60
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129036	Honduras	14.70	-88.60
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129037	Honduras	14.70	-88.60
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	129039	Honduras	14.70	-88.60
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172312	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172313	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172317	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172320	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172325	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172327	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172294	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172295	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172304	México	17.10	-92.88



<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203786	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203787	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203788	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203821	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203826	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	252523	México	16.11	-92.05
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205359	México	19.20	-103.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205360	México	19.20	-103.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177822	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177824	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177825	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177826	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177827	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177828	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177829	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177830	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	25114	México	20.80	-104.40
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	26229	México	19.68	-103.48
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	26230	México	19.68	-103.48
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	26231	México	19.68	-103.48
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	26232	México	19.68	-103.48
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	26233	México	19.68	-103.48
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177831	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177832	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177838	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177853	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177854	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177855	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177856	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177857	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177858	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177859	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177860	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177862	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177865	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177866	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177867	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177872	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	167480	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172302	México	16.16	-95.16
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190140	México	18.10	-96.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190144	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190145	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190146	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190147	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190148	México	16.43	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190149	México	15.73	-96.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190150	México	15.73	-96.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190151	México	15.73	-96.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190152	México	15.73	-96.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190153	México	15.73	-96.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190154	México	15.73	-96.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190155	México	15.73	-96.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190156	México	15.73	-96.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190157	México	15.73	-96.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190158	México	15.73	-96.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	146984	México	23.05	-99.15
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	147920	México	23.05	-99.15
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	147921	México	23.05	-99.15

<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	147922	México	23.05	-99.15
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	147923	México	23.05	-99.15
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	147924	México	22.55	-99.08
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	147925	México	22.55	-99.08
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	147926	México	22.55	-99.08
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	204458	México	17.72	-92.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	237371	México	19.95	-97.26
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172296	México	22.00	-98.41
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172344	México	22.00	-98.41
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172346	México	22.00	-98.41
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172347	México	22.00	-98.41
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172391	México	22.00	-98.41
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	172398	México	22.00	-98.41
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	177861	México	22.45	-100.70
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	237376	México	21.05	-97.68
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	254672	México	21.98	-99.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	28340	Nicaragua	12.66	-87.16
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	28341	Nicaragua	12.66	-87.16
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	29429	Nicaragua	13.91	-86.13
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	234313	Paraguay	-23.43	-58.96
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	234314	Paraguay	-23.43	-58.96
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	234315	Paraguay	-23.43	-58.96
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	234316	Paraguay	-23.43	-58.96
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	148654	Paraguay	-25.75	-56.43
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	148655	Paraguay	-25.75	-56.43
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	148656	Paraguay	-25.75	-56.43
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	148657	Paraguay	-25.75	-56.43
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	148658	Paraguay	-25.75	-56.43
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	148659	Paraguay	-25.75	-56.43
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	148660	Paraguay	-25.75	-56.43
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	148661	Paraguay	-25.75	-56.43
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	64059	Peru	-5.14	-79.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	64061	Peru	-5.14	-79.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	64062	Peru	-5.14	-79.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	64063	Peru	-5.14	-79.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	64064	Peru	-5.14	-79.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	76084	Peru	-10.73	-73.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	76085	Peru	-10.73	-73.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	76086	Peru	-10.73	-73.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	76087	Peru	-10.73	-73.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	98740	Peru	-5.90	-76.08
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	98741	Peru	-5.90	-76.08
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	98744	Peru	-4.41	-77.63
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	213419	Peru	-9.22	-77.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	213420	Peru	-9.22	-77.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	213421	Peru	-9.22	-77.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	213422	Peru	-9.22	-77.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	230735	Peru	-11.12	-75.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	230736	Peru	-11.12	-75.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	230737	Peru	-11.12	-75.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	230738	Peru	-11.12	-75.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	230739	Peru	-9.22	-77.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	230740	Peru	-9.22	-77.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	230741	Peru	-9.22	-77.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	230742	Peru	-9.22	-77.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	230743	Peru	-9.22	-77.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	230744	Peru	-9.22	-77.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	230745	Peru	-9.22	-77.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263512	Peru	-13.41	-76.13

<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263513	Peru	-13.41	-76.13
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263514	Peru	-13.41	-76.13
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263515	Peru	-13.41	-76.13
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263516	Peru	-13.41	-76.13
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	120944	Trinidad and Tobago	10.71	-61.56
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	256332	Trinidad and Tobago	10.25	-61.61
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	256333	Trinidad and Tobago	10.25	-61.61
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205411	Uruguai	-32.36	-54.18
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205412	Uruguai	-32.36	-54.18
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205413	Uruguai	-32.36	-54.18
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205415	Uruguai	-32.36	-54.18
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205416	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205417	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205418	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205419	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205420	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205421	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205422	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205425	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205436	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205437	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205438	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205440	Uruguai	-31.73	-55.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205443	Uruguai	-31.73	-55.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205446	Uruguai	-31.73	-55.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205447	Uruguai	-31.73	-55.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205449	Uruguai	-31.73	-55.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205450	Uruguai	-31.73	-55.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205451	Uruguai	-31.73	-55.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205452	Uruguai	-33.23	-54.38
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205453	Uruguai	-33.23	-54.38
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	24362	Venezuela	8.59	-71.14
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	24363	Venezuela	8.59	-71.14
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	24364	Venezuela	8.59	-71.14
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	24365	Venezuela	8.59	-71.14
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	24366	Venezuela	8.59	-71.14
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	24367	Venezuela	8.59	-71.14
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	24368	Venezuela	8.59	-71.14
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	24369	Venezuela	8.59	-71.14
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	24370	Venezuela	8.59	-71.14
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	31468	Venezuela	10.47	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	31469	Venezuela	10.47	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	31470	Venezuela	10.47	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	31471	Venezuela	10.47	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	31472	Venezuela	10.47	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	31473	Venezuela	10.47	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	31474	Venezuela	10.47	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	31475	Venezuela	10.47	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	31477	Venezuela	10.47	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	32138	Venezuela	10.47	-68.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143002	Venezuela	10.50	-66.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143004	Venezuela	10.50	-66.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	214399	Argentina	-27.60	-56.68
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	278291	Belize	18.06	-88.55
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	278296	Belize	18.06	-88.55
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	278308	Belize	18.06	-88.55
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	278310	Belize	18.06	-88.55
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	278331	Belize	18.06	-88.55
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209751	Bolivia	-10.80	-65.38

<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209752	Bolivia	-10.80	-65.38
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	209757	Bolivia	-10.80	-65.38
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	210958	Bolivia	-14.70	-66.06
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	210959	Bolivia	-14.70	-66.06
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	262642	Bolivia	-11.43	-67.56
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248183	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248184	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248185	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248186	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248187	Bolivia	-14.85	-66.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263625	Bolivia	-19.06	-64.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	263626	Bolivia	-19.06	-64.81
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	261771	Bolivia	-13.00	-68.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	261772	Bolivia	-13.00	-68.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	261773	Bolivia	-13.00	-68.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	261774	Bolivia	-13.00	-68.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	261775	Bolivia	-13.00	-68.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	261776	Bolivia	-13.00	-68.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	261847	Bolivia	-13.00	-68.00
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	210962	Bolivia	-16.91	-65.36
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	260244	Bolivia	-11.43	-67.56
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	260246	Bolivia	-18.46	-62.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	260247	Bolivia	-18.46	-62.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	260249	Bolivia	-17.86	-60.51
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248931	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248934	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248935	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248936	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248938	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248939	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248952	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248953	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248954	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248955	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248956	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248957	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248958	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248960	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248961	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248962	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248964	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248965	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248968	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248969	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248972	Bolivia	-11.31	-68.50
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248973	Bolivia	-16.98	-67.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	93790	Brasil	-13.25	-43.41
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	93791	Brasil	-13.25	-43.41
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	244478	Venezuela	0.84	-65.96
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235325	Brasil	-32.07	-52.25
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235326	Brasil	-32.07	-52.25
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235328	Brasil	-32.07	-52.25
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235826	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235827	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235829	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235831	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235832	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235833	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235835	Brasil	-29.66	-52.78

<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235836	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235837	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235838	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235839	Brasil	-29.66	-52.78
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	212290	Colômbia	4.60	-74.08
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	207904	Colômbia	4.30	-74.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	207903	Colômbia	1.21	-77.28
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	14721	Colômbia	11.24	-74.20
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	14722	Colômbia	11.24	-74.20
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	14723	Colômbia	11.24	-74.20
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	89953	Costa Rica	9.86	-83.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	89954	Costa Rica	9.86	-83.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	89955	Costa Rica	9.86	-83.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	89956	Costa Rica	9.86	-83.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	89957	Costa Rica	9.86	-83.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	89958	Costa Rica	9.86	-83.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	89959	Costa Rica	9.86	-83.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	89960	Costa Rica	9.86	-83.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	89961	Costa Rica	9.86	-83.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	89962	Costa Rica	9.86	-83.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	89963	Costa Rica	9.86	-83.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	267503	Guiana Francesa	5.38	-52.95
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	68382	Equador	-1.40	-78.41
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	68383	Equador	-1.40	-78.41
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	147756	Honduras	13.96	-87.28
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	182710	Guiana	6.58	-58.27
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	182711	Guiana	6.58	-58.27
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	243939	Guatemala	13.91	-90.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	243940	Guatemala	13.91	-90.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	214244	Guatemala	16.51	-90.16
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	214245	Guatemala	16.51	-90.16
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	243789	Guatemala	14.07	-90.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	245332	Guatemala	14.07	-90.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	214423	Guatemala	15.56	-89.96
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203775	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203776	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203777	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203778	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203781	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203830	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203831	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203832	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203833	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203834	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203835	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203836	México	16.75	-93.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203766	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203767	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203789	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203790	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203791	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203792	México	17.10	-92.83
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203793	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203794	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203795	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203796	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203797	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203798	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203799	México	17.10	-92.88



<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203800	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203801	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203802	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203803	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203804	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203805	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203807	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203808	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203809	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203811	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203812	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203814	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203815	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203817	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203818	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	203819	México	17.10	-92.88
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	183174	México	20.30	-103.20
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	244854	México	16.85	-99.91
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	180078	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	180079	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	180080	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	180081	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	180084	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	182144	México	16.82	-97.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	182145	México	16.82	-97.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	182146	México	16.82	-97.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	182147	México	16.23	-93.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178605	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178606	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178607	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178608	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	213654	México	17.16	-95.43
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	232470	México	17.26	-96.41
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190141	México	18.10	-96.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190142	México	18.10	-96.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190143	México	18.10	-96.11
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	190160	México	16.33	-95.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	167475	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	166476	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	165477	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	164478	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	163479	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178612	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178613	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178614	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178616	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178617	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178620	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178622	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178623	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178624	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178625	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178628	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178629	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178631	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178632	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178634	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178636	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178637	México	16.23	-95.01

<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178640	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178641	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178642	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178644	México	16.23	-95.01
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208880	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208882	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208883	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208884	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208885	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208886	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208887	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208888	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208892	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208893	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208894	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208895	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208896	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208899	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208900	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208901	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208902	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	208904	México	17.10	-96.71
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	171539	México	16.33	-95.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	171541	México	16.33	-95.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	171544	México	16.33	-95.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	171552	México	16.33	-95.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	171553	México	16.33	-95.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	171554	México	16.33	-95.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	171555	México	16.33	-95.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	171558	México	16.43	-95.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	171562	México	16.82	-97.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	144608	México	16.41	-95.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	144609	México	16.41	-95.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	144610	México	16.41	-95.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	144612	México	16.41	-95.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	144627	México	16.41	-95.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	146154	México	16.41	-95.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	146155	México	16.41	-95.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143483	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143484	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143485	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143487	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143489	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143490	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143491	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143492	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143494	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143495	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	143496	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	142587	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	142588	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	142589	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	142590	México	16.38	-95.32
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	142593	México	16.43	-95.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	142595	México	16.43	-95.35
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	185050	Mexico	18.41	-95.61
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	167046	México	16.82	-97.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	167049	México	16.41	-95.33
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	167050	México	16.41	-95.33

<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	169962	México	16.33	-95.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175400	México	17.03	-95.41
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175401	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175402	México	17.03	-95.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175403	México	17.03	-95.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175404	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175405	México	17.03	-95.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175406	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175407	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175408	México	17.03	-95.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175410	México	17.03	-95.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175411	México	17.03	-95.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175412	México	17.03	-95.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175413	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175414	México	17.03	-95.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175415	México	17.03	-95.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175416	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175418	México	17.03	-95.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175420	México	16.23	-97.23
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175421	México	17.03	-95.42
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	178604	México	22.73	-98.95
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	165638	México	21.98	-99.02
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	274814	México	23.73	-99.13
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	274815	México	23.73	-99.13
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	274816	México	23.73	-99.13
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	249100	México	22.80	-98.70
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	249101	México	22.80	-98.70
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	249102	México	19.45	-96.96
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	91282	México	20.58	-89.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	232224	México	20.45	-97.31
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	232225	México	20.45	-97.31
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	179922	México	18.45	-95.21
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	184993	Panamá	8.89	-79.58
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	165629	Peru	-10.66	-77.83
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	234781	Paraguay	-23.43	-58.96
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	234782	Paraguay	-21.03	-57.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	234783	Paraguay	-21.03	-57.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	234784	Paraguay	-21.03	-57.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248343	Paraguay	-27.40	-56.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	248344	Paraguay	-27.40	-56.90
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	216116	Peru	-12.71	-76.62
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	63967	Peru	-12.71	-76.62
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	239943	Peru	-10.57	-75.40
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235292	Peru	-12.71	-76.62
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235293	Peru	-12.71	-76.62
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	235294	Peru	-12.71	-76.62
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	60603	Peru	-13.41	-76.13
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	60604	Peru	-7.31	-79.55
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	267652	Trinidad and Tobago	10.18	-61.68
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175656	Trinidad and Tobago	10.60	-61.10
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175657	Trinidad and Tobago	10.12	-61.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175658	Trinidad and Tobago	10.08	-61.28
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175659	Trinidad and Tobago	10.08	-61.28
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175660	Trinidad and Tobago	10.08	-61.28
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175661	Trinidad and Tobago	10.21	-61.55
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175662	Trinidad and Tobago	10.60	-61.10
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175663	Trinidad and Tobago	10.10	-61.68
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175664	Trinidad and Tobago	10.60	-61.10
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175665	Trinidad and Tobago	10.08	-61.28

<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175666	Trinidad and Tobago	10.21	-61.53
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175667	Trinidad and Tobago	10.11	-61.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175668	Trinidad and Tobago	10.10	-61.68
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175669	Trinidad and Tobago	10.71	-61.46
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175670	Trinidad and Tobago	10.60	-61.10
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175671	Trinidad and Tobago	10.60	-61.10
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175672	Trinidad and Tobago	10.60	-61.10
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175674	Trinidad and Tobago	10.60	-61.10
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175675	Trinidad and Tobago	10.60	-61.10
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175676	Trinidad and Tobago	10.11	-61.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175678	Trinidad and Tobago	10.21	-61.55
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175679	Trinidad and Tobago	10.70	-61.53
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175680	Trinidad and Tobago	10.11	-61.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175681	Trinidad and Tobago	10.11	-61.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175682	Trinidad and Tobago	10.11	-61.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175683	Trinidad and Tobago	10.11	-61.80
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175684	Trinidad and Tobago	10.18	-61.55
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175685	Trinidad and Tobago	10.10	-61.68
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	175686	Trinidad and Tobago	10.21	-61.53
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205410	Uruguai	-32.36	-54.18
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205414	Uruguai	-32.36	-54.18
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205441	Uruguai	-31.73	-55.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205442	Uruguai	-31.73	-55.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205444	Uruguai	-31.73	-55.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205445	Uruguai	-31.73	-55.98
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205423	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205424	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205429	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205430	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205431	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	205432	Uruguai	-34.20	-54.75
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	244085	Venezuela	11.35	-71.95
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	244086	Venezuela	11.35	-71.95
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	69989	Venezuela	10.48	-63.34
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	69990	Venezuela	10.48	-63.34
<i>Desmodus rotundus</i>	AMNH	69991	Venezuela	10.48	-63.34
<i>Desmodus rotundus</i>	FMNH	23631	Chile	-32.51	-71.45
<i>Desmodus rotundus</i>	FMNH	58273	Belize	17.25	-89.00
<i>Desmodus rotundus</i>	FMNH	10680	Belize	17.08	-89.07
<i>Desmodus rotundus</i>	FMNH	121012	Belize	17.08	-89.07
<i>Desmodus rotundus</i>	FMNH	180724	Costa Rica	9.90	-84.53
<i>Desmodus rotundus</i>	FMNH	213839	Equador	-0.68	-76.39
<i>Desmodus rotundus</i>	FMNH	213841	Equador	-0.68	-76.39
<i>Desmodus rotundus</i>	FMNH	213837	Equador	-0.46	-77.60
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	13241	Argentina	-31.40	-64.18
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	50227	Bolivia	-17.45	-63.66
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	50226	Bolivia	-17.45	-63.66
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	50225	Bolivia	-17.45	-63.66
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	50224	Bolivia	-17.45	-63.66
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	49223	Bolivia	-16.40	-67.51
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	50228	Bolivia	-17.45	-63.66
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	50232	Bolivia	-17.45	-63.66
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	50233	Bolivia	-17.45	-63.66
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	13248	Argentina	-31.40	-64.18
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17175	Argentina	-27.85	-64.53
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17176	Argentina	-24.66	-65.05
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17177	Argentina	-24.66	-65.05
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17178	Argentina	-24.66	-65.05
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17179	Argentina	-24.66	-65.05

<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17180	Argentina	-24.66	-65.05
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17181	Argentina	-24.66	-65.05
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17183	Argentina	-24.66	-65.05
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17184	Argentina	-27.70	-60.60
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17185	Argentina	-27.70	-60.60
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17186	Argentina	-27.70	-60.60
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17187	Argentina	-25.36	-59.99
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17188	Argentina	-24.75	-60.00
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17189	Argentina	-24.75	-60.00
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17190	Argentina	-24.45	-65.25
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17191	Argentina	-24.68	-64.25
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17195	Argentina	-24.98	-65.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17197	Argentina	-23.03	-64.80
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17198	Argentina	-26.46	-64.20
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17199	Argentina	-26.46	-64.20
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17201	Peru	-14.06	-75.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17202	Peru	-14.06	-75.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17104	Brasil	-23.35	-47.68
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17105	Brasil	-23.35	-47.68
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17106	Argentina	-24.78	-65.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17107	Argentina	-24.78	-65.41
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17108	México	18.10	-96.11
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17109	México	20.95	-97.40
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17110	México	19.23	-103.71
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17213	México	18.10	-96.11
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17214	México	20.95	-97.40
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17215	México	20.95	-97.40
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17216	México	20.95	-97.40
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17217	México	22.18	-99.25
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17218	Peru	-12.60	-69.18
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17220	Peru	-12.60	-69.18
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17222	Peru	-14.07	-75.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17223	Peru	-14.07	-75.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	22416	Argentina	-27.46	-55.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	22417	Argentina	-27.46	-55.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17224	Peru	-14.07	-75.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17225	Peru	-14.07	-75.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17226	Peru	-14.07	-75.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17227	Peru	-14.07	-75.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17228	Peru	-14.07	-75.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17229	Peru	-14.07	-75.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17231	Argentina	-27.85	-64.53
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17894	Peru	-12.60	-69.18
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17895	México	18.10	-96.11
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17897	Peru	-14.07	-75.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17898	Argentina	-26.10	-65.10
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	17232	Argentina	-27.78	-64.26
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	24713	Uruguai	-34.16	-54.66
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	18002	Argentina	-27.51	-55.40
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	18003	Argentina	-27.51	-55.40
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	18004	Argentina	-27.51	-55.40
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	18005	Argentina	-27.51	-55.40
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	18006	Argentina	-27.51	-55.40
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	18007	Argentina	-27.60	-56.68
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	18008	Argentina	-27.26	-55.53
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	18009	Argentina	-27.51	-55.40
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	18010	Argentina	-27.26	-55.53
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	20701	Argentina	-22.25	-64.96
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	20702	Argentina	-22.25	-64.96

<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	20920	Argentina	-28.05	-58.23
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	20884	Argentina	-25.36	-57.65
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	20870	Argentina	-25.36	-57.65
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	20919	Argentina	-28.05	-58.23
<i>Desmodus rotundus</i>	MACN	22423	Argentina	-27.46	-55.73
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	22.VI.99.9	Argentina	-32.21	-58.13
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	prov157	Argentina	-24.38	-65.26
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	7.VIII.35.2	Paraguai	-25.66	-56.91
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	13.XII.UZ.1	Argentina	-32.21	-58.13
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	26.XII.02.21	Argentina	-26.30	-59.36
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	26.XII.02.26	Argentina	-26.30	-59.36
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	26.XII.02.27	Argentina	-26.30	-59.36
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	26.XII.02.29	Argentina	-26.30	-59.36
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	26.XII.02.30	Argentina	-26.30	-59.36
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	26.XII.02.31	Argentina	-26.30	-59.36
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	26.XII.02.32	Argentina	-26.30	-59.36
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	3.X.00.11	Argentina	-32.21	-58.13
<i>Desmodus rotundus</i>	MLP	3.X.00.13	Argentina	-32.21	-58.13
<i>Diaemus youngi</i>	USNM	393030	Brasil	-14.40	-48.41
<i>Diaemus youngi</i>	USNM	140769	Brasil	-25.44	-49.06
<i>Diaemus youngi</i>	USNM	409369	Venezuela	5.25	-66.08
<i>Diaemus youngi</i>	USNM	409375	Venezuela	5.33	-67.60
<i>Diaemus youngi</i>	USNM	441629	Venezuela	11.13	-70.58
<i>Diaemus youngi</i>	FMNH	72142	Colômbia	0.46	-75.2
<i>Diaemus youngi</i>	AMNH	246230	Trinidad and Tobago	10.68	-61.40
<i>Diaemus youngi</i>	AMNH	246232	Trinidad and Tobago	10.68	-61.40
<i>Diaemus youngi</i>	AMNH	175654	Trinidad and Tobago	10.13	-61.50
<i>Diaemus youngi</i>	AMNH	179997	Trinidad and Tobago	10.13	-61.50
<i>Diaemus youngi</i>	AMNH	209747	Brasil	-12.44	-64.22
<i>Diaemus youngi</i>	AMNH	215026	Bolívia	-13.07	-64.82
<i>Diaemus youngi</i>	AMNH	268571	Guiana Francesa	5.38	-52.95
<i>Diaemus youngi</i>	AMNH	209742	Bolívia	-12.60	-64.30
<i>Diaemus youngi</i>	AMNH	256334	Trinidad and Tobago	10.68	-61.40
<i>Diaemus youngi</i>	AMNH	78285	Venezuela	10.25	-67.03
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	1413802	Brasil	-23.76	-45.41
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	239006	Brasil	-24.71	-47.55
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	391123	Brasil	-19.46	-44.24
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	391124	Brasil	-19.46	-44.24
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	391125	Brasil	-19.46	-44.24
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	391126	Brasil	-19.46	-44.24
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	391127	Brasil	-19.46	-44.24
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	391128	Brasil	-19.46	-44.24
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	549502	Brasil	-3.65	-52.36
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	6990	México	18.81	-97.01
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	548335	Equador	-1.46	-78.13
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	548336	Equador	-1.46	-78.13
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	177556	México	19.50	-90.71
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	177557	México	19.50	-90.71
<i>Diphylla ecaudata</i>	USNM	9440	México	16.33	-95.23
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	261777	Bolívia	-12.56	-67.16
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	274587	Belize	17.55	-89.03
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	203838	México	15.85	-93.64
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	203839	México	15.85	-93.64
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	91283	México	20.41	-89.60
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	206694	México	23.73	-99.13
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	203837	México	17.15	-92.90
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	203841	México	17.15	-92.90
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	203842	México	17.15	-92.90
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	203843	México	17.15	-92.90

<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	203844	México	17.15	-92.90
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	203845	México	17.15	-92.90
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	203846	México	17.15	-92.90
<i>Diphylla ecaudata</i>	AMNH	213423	Peru	-12.86	-74.78
<i>Diphylla ecaudata</i>	MACN	17251	Brasil	-23.52	-45.84
<i>Diphylla ecaudata</i>	MACN	17252	Honduras	14.93	-88.31

## ANEXO 2: Camadas ambientais e climáticas.

### Camadas ambientais e climáticas do WorldClim

([www.worldclim.org/bioclim](http://www.worldclim.org/bioclim)).

As variáveis do BIOCLIM utilizadas neste estudo são derivadas de temperaturas mensais, as quais representam regimes anuais, sazonalidade e fatores ambientais extremos ou limitantes.

BIO1 = Temperatura anual média

BIO2 = Amplitude média diurna (Média mensal (temp. máxima – temp. mínima))

BIO3 = Isotermalismo  $(P2/P7)(*100)$

BIO4 = Sazonalidade da temperatura (desvio padrão \* 100)

BIO5 = Temperatura máxima do mês mais quente

BIO6 = Temperatura mínima no mês mais frio

BIO7 = Amplitude da temperatura anual (P5-P6)

BIO8 = Temperatura média do quartil mais úmido

BIO9 = Temperatura média do quartil mais seco

BIO10 = Temperatura média do quartil mais quente

BIO11 = Temperatura média do quartil mais frio

## **Capítulo 2: Variação morfológica de *Desmodus rotundus* ao longo da América Latina.**

P. PATRICIO-COSTA<sup>1</sup> & M. R. PIE<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Dinâmica Evolutiva e Sistemas Complexos, Universidade Federal do Paraná,  
Curitiba, Brasil.



## RESUMO

Compreender como a variação fenotípica está relacionada com as variações ambientais tem sido uma das principais finalidades da Biologia Evolutiva há mais de um século. A Diversidade ecológica e a variação no clima, além do isolamento das linhagens, podem gerar altos valores de diversidade biológica, sejam em micro ou macroescalas. Entretanto, a lacuna sobre a biologia e ecologia da grande maioria dos táxons e a escassez metodológica limita os progressos no nível evolutivo, principalmente numa ampla escala geográfica. O morcego-vampiro-comum *Desmodus rotundus* apresenta distribuição geográfica ampla e ao longo da região neotropical com alta heterogeneidade ambiental, exibindo peculiares estruturas genéticas em alguns locais ao longo de sua distribuição. Isto o faz ser um excelente modelo para testar hipóteses macroecológicas e microevolutivas. Assim, aqui nós integramos dados de diversidade morfológica com dados ambientais para investigar como o ambiente modela a evolução morfológica do morcego-vampiro-comum ao longo da América Latina. Descritores de morfometria geométrica foram utilizados para avaliar e quantificar a variação morfológica de tamanho e forma, sendo que o crânio foi utilizado como um representante para o tamanho do corpo. A Análise Generalizada de Procrustes seguida da Análise de Componentes Principais (PCA) foram aplicadas para resumir os dados morfológicos, distinguindo forma e tamanho. Para entender os padrões espaciais nos dados, foram feitas análises espaciais (PCA, Correlação Linear, Regressão Linear e Seleção de Modelos) a partir de 21 variáveis bioclimáticas para inferir os processos ecológicos e evolutivos, controlando a autocorrelação espacial dos resíduos. Por fim, uma *Phylogenetic Generalized Least-Squared* (PGLS) foi utilizada para investigar se o padrão morfológico encontrado era uma consequência do padrão ambiental predito. Foram analisados um total de 1266 espécimes de *D. rotundus* que abrangeram praticamente toda a sua distribuição geográfica. A variável de tamanho (tamanho do centroide) apresentou dimorfismo sexual, sendo  $3,53\text{mm} \pm 1,38$  para fêmeas e  $3,48\text{mm} \pm 1,33$  para machos. Os três primeiros eixos da PCA a partir variável morfológica explicaram 62,16% (vista ventral) e 65,05% (vista dorsal) da variação de forma, sendo que não houve discrepante dimorfismo sexual. As diferenças observadas para os resultados das vistas dorsal e ventral evidenciam uma integração morfológica desigual entre as diferentes regiões do organismo, de acordo com a função exercida por cada região. O PC1, atribuído essencialmente à variação alométrica, evidenciou alongamento do crânio em direção à região posterior na região inter-orbital na vista dorsal; enquanto que em vista ventral é mais curta na região posterior. Já o PC2, apresentou direção e intensidade de variação semelhantes entre as vistas. Posteriormente, nós aplicamos técnicas de análise espacial para investigar a estruturação no espaço das variáveis bioclimáticas que explicaram a maior parte da variação nos dados, bio3 (Isotermalismo) e bio6 (Temperatura mínima no mês mais frio), respectivamente. Ambas variáveis aqui encontradas corroboram fortemente com a literatura que assume a importância da temperatura mínima para a distribuição geográfica da espécie. Variáveis bioclimáticas que tratam de pluviosidade, evapotranspiração e cobertura vegetal não foram significantes. Na análise de PGLS, o modelo de evolução Ornstein-Uhlenbeck (OU) foi o modelo que melhor ajustou ao padrão encontrado, frente ao modelo mais simples, o Movimento Browniano (BM). O modelo OU assume seleção estabilizadora, a qual normalmente está envolvida a um caráter que exige restrições, como a capacidade de voar. Assim, investigar a variação morfológica de *D. rotundus* numa escala mais microevolutiva é um início para compreender a adaptação aos processos seletivos específicos e a ação da seleção natural durante a especiação. Além disso, é um passo importante para avaliar possíveis mudanças temporais passadas e futuras sobre a morfologia da espécie, inclusive em resposta às mudanças climáticas.

**Palavras-chave:** Tamanho do corpo. Variação morfológica. Variação geográfica. Modelo de evolução. Processo Ornstein-Uhlenbeck. Movimento Browniano.

## ABSTRACT

Understanding how the phenotypic variation is related to environmental variations has been one of the main purposes of evolutionary biology for over a century. Ecological and climatic diversity, as well as the isolation of lineages, can result in large degrees of biological diversity either in micro or macro scales. However, lack of knowledge about the biology and ecology of most taxa and methodological limitations restrict progress in the field of evolution, especially on a wide geographic scale. The common vampire bat, *Desmodus rotundus*, has a wide geographical distribution and environmental heterogeneity along the Neotropical region, with unique genetic structuring in some places throughout its distribution. Thus, *D. rotundus* is an excellent model to test macroecological and microevolutionary hypotheses. In this study we integrate morphological diversity data with environmental data to investigate how the environment shapes the morphological evolution of the common vampire bat throughout Latin America. Geometric morphometric descriptors were used to evaluate and quantify the morphological change in size and shape, with the skull used as a proxy for body size. To understand the spatial patterns in the data, spatial analyses were made (PCA, linear correlation, linear regression and model selection) from 21 bioclimatic variables to infer the ecological and evolutionary processes, controlling for spatial autocorrelation. Finally, a phylogenetic generalized least-squared - PGLS was tested to infer whether the morphological pattern found was a consequence of the predicted environmental standards. A total of 1266 specimens of *D. rotundus* were examined, distributed over almost the entire geographical distribution of the species. The size variable (centroid size) showed sexual dimorphism, with  $3.53\text{mm} \pm 1.38$  for females and  $3.48\text{mm} \pm 1.33$  for males. Both the generalized procrustes analysis and the PCA showed no discrepant sexual dimorphism, and the PC1, PC2 and PC3 combined explained 62.16% (ventral view) and 65.05% (dorsal view) of the variation of shape. Dorsal and ventral views pointed out different results, showing that there is an uneven morphological integration between different parts of the body, according to the function performed by this region. The PC1, primarily attributable to the allometric variation, showed skull stretching toward the posterior region on the inter-orbital area in dorsal view, while in ventral view the skull is shorter in the posterior region. On the other hand, PC2 presented direction and intensity with similar variation in both views. In the spatial analysis, the bioclimatic variables that offered the best fit for the data and, therefore, were used in inferences about the ecological pattern studied, were Bio3 (isothermality) and bio6 (minimum temperature in the coldest month). Both variables strongly corroborate the literature, which takes the importance of minimum temperature for the geographical distribution of species into account. Bioclimatic variables that deal with rainfall, evapotranspiration and vegetation cover were not significant. In the PGLS analysis, Ornstein-Uhlenbeck (OU) was the model of evolution that best fit the pattern found, which was better fitted than the simplest model, the Brownian Motion (BM). OU model assumes stabilizing selection, which is normally involved with a character that requires restrictions, such as the ability to fly. In this sense, investigating the morphological variation of *D. rotundus* in a more microevolutionary scale is the basis to understanding adaptation to specific selection processes and the action of natural selection during speciation. Moreover, it is an important step to assess possible past and future temporal changes in the morphology of the species, even in response to climate change.

**Palavras-chave:** Body size. Morphological variation. Geographic variation. Evolution Model. Ornstein-Uhlenbeck process. Brownian Motion.

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1 Microevolução

A variação das características morfológicas nos organismos é resultante de efeitos diretos dos fatores ecológicos e evolutivos em características específicas ou de respostas correlacionadas que afetam outras características (Lande, 1979; Cheverud, 1982). Cada mudança surge com uma consequência de interações funcionais e de desenvolvimento entre características e múltiplos efeitos de um gene durante a ontogenia do organismo (Frankino *et al.*, 2005; Hendrikse *et al.*, 2007; Shingleton *et al.*, 2007).

Mas de fato, quão rapidamente pode ocorrer uma evolução na natureza (Simpson, 1944)? E quais seriam os fatores ecológicos e evolutivos responsáveis pela diversificação morfológica das espécies? A diversidade ecológica e a variação climática, além do isolamento das linhagens, podem resultar em altos valores de diversidade biológica, mesmo em macroescalas. Diferente do que se acreditava no passado, pesquisas recentes têm revelado que a microevolução rápida ou contemporânea – aquela ocorrida em escala de algumas décadas e/ou poucas gerações – pode acontecer em diversos grupos de organismos e em diversas situações (Grant & Grant, 1995; Hendry & Kinnison 1999; Huey *et al.*, 2000; Stockwell *et al.*, 2003; Hairston *et al.*, 2005; Kinnison *et al.*, 2007).

Nas últimas décadas, alguns modelos de evolução têm sido propostos para integrar os processos microevolutivos (seleção, deriva e mutação) aos padrões macroevolutivos atuantes nos caracteres, sobretudo num viés comparativo (Felsenstein, 1988; Martins, 1994; Hansen & Martins, 1996). O mais conhecido destes modelos é o Movimento Browniano (BM), o qual assume um caráter contínuo sob efeito estocástico de deriva genética (Felsenstein, 1988; Lynch, 1990; Martins, 1994). Neste modelo, as mudanças evolutivas produzidas pela deriva ocorrem numa taxa constante e não direcional ao longo do tempo, onde há uma relação linear entre a variância interespecífica e o tempo de divergência entre as espécies. Isto é, a variância da mudança em cada momento no tempo evolutivo é diretamente proporcional à variância fenotípica encontrada nos *taxa* terminais. Entretanto, diversas pressões seletivas podem atuar na evolução de caracteres mais complexos. Assim, o modelo Ornstein-Uhlenbeck (OU) assume a seleção estabilizadora ao tratar das mudanças evolutivas geradas pela deriva, a partir da inclusão de um parâmetro  $\alpha$  (Felsenstein, 1988; Martins & Hansen, 1997). Isto porque esta seleção estabilizadora força o caráter a voltar ao

ponto central de variação (o pico adaptativo). Embora geralmente utilizados para inferir sobre dados interespecíficos, métodos filogenéticos comparativos numa abordagem intraespecífica já estão sendo usados num enfoque evolutivo (Bernal *et al.*, 2010; Perez *et al.*, 2011).

## 1.2 Abordagem morfométrica

A partir de uma série de estudos sobre morfologia de vertebrados, muito se convergiu na ideia de que há uma conexão biológica na comparação da forma dos esqueletos dos animais em relação à geometria e função (Siegel & Benson, 1982). Estudos prévios sobre variação morfológica, como os de Thompson (1917), acreditavam que as diferenças de forma entre espécies aparentadas eram resultantes de modificações da forma geral das estruturas, como crânios (Bookstein, 1977).

O advento da Morfometria Geométrica, principalmente a partir da década de 80, permitiu a análise independente da variação de forma e tamanho, além de uma clara visualização gráfica das diferenças. Esta demarcação matemática evidente entre tamanho e forma, permite avaliar separadamente a forma da variação de um fenótipo – quanti e qualitativamente (Bookstein *et al.*, 1985; Bookstein, 1991, Rohlf & Marcus, 1993; Adams *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2004; Slice, 2007; Lawing & Polly, 2010; Cardini & Loy, 2013; Adams *et al.*, 2013). O tamanho se refere à magnitude ou extensão de um objeto ou estrutura. A forma, por sua vez, se refere às proporções e aos rearranjos das estruturas e, além disso, nada mais é do que todas as informações geométricas de uma estrutura após a retirada de localização, orientação e escala (Kendall, 1977; Bookstein, 1989a; Dryden & Mardia, 1998). Resumindo, ao separar e eliminar o tamanho isométrico, toda a variação morfológica restante é totalmente atribuída às diferenças de forma dos indivíduos e à provável alometria.

O enfoque morfométrico dispõe de inúmeras abordagens para realizar análises multivariadas de dados de coordenadas cartesianas, sendo que a maioria utiliza dados provindos da localização dos marcos anatômicos nos eixos cartesianos. Marcos anatômicos são pontos que podem ser localizados com precisão em cada espécime (Monteiro & Reis, 1999). Ou seja, são os pontos aos quais estão ligadas as mensurações e explicações sobre os processos biológicos, permitindo a quantificação da variação morfológica entre indivíduos (Siegel & Benson, 1982; Rohlf, 1998; Rohlf & Marcus, 1993). Sendo que através das localizações destes marcos num plano cartesiano é possível estabelecer uma representação simplificada – configuração média/consenso – de todos os exemplares amostrados e detectar, assim, as diferenças

de forma entre organismos por meio da superposição de um sobre outro (Bookstein, 1991; Klingenberg, 2013).

Ao centralizar as configurações de marcos anatômicos de cada espécime em um lugar comum, ajustadas quanto à escala e à rotação – num procedimento chamado de Análise Generalizada de Procrustes (*Generalized Procrustes Analysis* – GPA), as coordenadas resultantes destas transformações localizam um ponto num espaço de formato curvo (Dryden & Mardia, 1998; Monteiro & Reis, 1999). Este espaço curvo – chamado de Espaço Curvo de Kendall – é um componente-chave para a morfometria, uma vez que é onde as análises estatísticas passam a ser baseadas (Kendall, 1984), permitindo estudar a variação de forma. Por ser curvo (não-Euclidiano), é comumente utilizado uma aproximação local linear, ou seja, num espaço tangente (Marcus *et al.*, 2000). A métrica utilizada no Espaço de Kendall é fundamentada na distância de Procrustes, que corresponde à menor soma dos quadrados das distâncias entre pontos homólogos entre duas configurações após a etapa de superposição (Monteiro & Reis, 1999).

Já as informações sobre o tamanho são essencialmente relativas ao tamanho do centroide. O centroide é o ponto no centro de uma forma geométrica que corresponde ao centro gravitacional de massa, equivalente ao ponto médio, e é obtido através de uma equação matemática que leva em conta as coordenadas dos marcos anatômicos homólogos (Bookstein, 1996). Mais especificamente, o tamanho do centroide é a raiz quadrada da soma dos quadrados das distâncias do centroide de cada indivíduo até a configuração centroide, sendo equivalente à raiz quadrada da soma das variâncias dos marcos anatômicos em relação ao centroide (Monteiro & Reis, 1999).

Todavia, diante de métodos robustos para descrição da variação morfológica dos organismos, ainda há uma questão primária contestada há anos: qual variável melhor representa o tamanho do corpo dos animais? Para muitas espécies de vertebrados a massa corpórea e/ou o comprimento do corpo são as mensurações mais utilizadas como representantes do tamanho de corpo das espécies. Apesar de não permitir uma reconstrução fiel do tamanho e proporção dos organismos em múltiplas dimensões, o tamanho do corpo em si é comumente foco de estudos ecológicos e evolutivos, sendo que muitas vezes é utilizado pelo simples fato de ser uma medida linear (Euclidiana) e fácil de mensurar. Em morcegos, o comprimento do antebraço é a medida mais fortemente correlacionada com a massa corpórea (Adams & Pedersen, 2000; Willig *et al.*, 2009). No entanto, o uso do crânio como estrutura-foco é mais apropriado por permitir uma quantificação multidimensional de tamanho e forma e, também, por ser uma estrutura complexa do ponto de vista ontogenético, funcional e geográfico (Pessoa & Dos Reis, 1991; Hanken & Hall, 1993). No entanto, embora a morfologia de morcegos

tem sido estudada há anos, Bogdanowicz & Owen (1996) foi o primeiro trabalho a utilizar métodos de morfometria geométrica com crânios de morcegos, numa abordagem Sistemática. Alguns outros estudos relevantes posteriores surgiram a partir de então, sendo a maioria ainda trata somente de aspectos de Sistemática e Taxonomia das espécies (Evin *et al.*, 2008; Sztencel-Jablonka *et al.*, 2009; Bogdanowicz *et al.*, 2015)

### 1.3 O morcego-vampiro-comum

Chiroptera é a segunda Ordem mais diversa de mamíferos, sendo que morcegos são abundantes em praticamente todos os ambientes e continentes (Simmons, 2005). Assim, é presumível que esta diversidade ecológica e numérica tenha atraído uma grande variedade de investigações (Kunz & Fenton, 2003; Kunz & Parsons, 2009). Padrões macroecológicos têm sido estudados para morcegos em muitas linhas de pesquisa, incluindo inferências sobre o tamanho de corpo (Pagel *et al.*, 1991; Jones & Purvis, 1997; Issac *et al.*, 2005; Storz *et al.*, 2001; Simmons & Conway, 2003; Stevens *et al.*, 2006). Mas a abrangência desses estudos para a maioria das espécies ainda é muito restrita.

Os morcegos hematófagos, comumente conhecidos como morcegos-vampiros, correspondem às espécies monotípicas e simpátricas *Desmodus rotundus*, *Diphylla ecaudata* e *Diaemus youngi*, pertencentes à Subfamília Desmodontinae, Família Phyllostomidae (Koopman, 1988). Apresentam as características diagnósticas comuns aos filostomídeos, além da folha nasal em formato de ferradura e uma série de adaptações fisiológicas, morfológicas e comportamentais ao hábito hematófago (Turner, 1975; Altenbach, 1979; Greenhall *et al.*, 1983; Tuttle, 1988; Fernandez *et al.*, 1998). As três espécies são endêmicas do Novo Mundo, sendo encontradas basicamente desde o norte da Argentina até o sul dos Estados Unidos e presentes em diferentes tipos de ambientes (Greenhall *et al.*, 1983; 1984). No entanto possuem diferentes graus de abundância entre si ao longo do neotrópico, sendo *D. rotundus* a mais abundante. Influenciados provavelmente pela latitude e altitude, os limites da distribuição de *D. rotundus* são correlacionados com os 10°C mínimos de inverno isotérmico no México e na Argentina e Chile (Lyman & Wimsatt 1966; McNab, 1973; LaVal, 2004). Além disso, a umidade relativa do ar pode influenciar na escolha do abrigo diurno de *D. rotundus* (Villa-R., 1966; McFarland & Wimsatt, 1969; Trajano, 1981).

O morcego-vampiro-comum, *Desmodus rotundus* (É. Geoffroy 1810), é talvez a espécie de morcego mais bem estudada. Isto muito por conta dos prejuízos econômicos e de saúde pública causados pela espécie e por serem muito abundantes (Constantine,

1970; Uieda, 1987; Acha & Málaga-Alba 1988; Arita 1993). Apresenta porte médio dentre os morcegos, com massa corpórea variando de 25 a 40 gramas e 52 a 63 milímetros de antebraço (Greenhall *et al.*, 1983). Apresentam tamanho do corpo médio-pequeno e, assim como muitos morcegos, apresentam dimorfismo sexual de tamanho, sendo que as fêmeas são maiores do que os machos (Greenhall & Schmidt, 1988). Machos e fêmeas possuem uma organização social complexa cujos machos são poligínicos (formam haréns de fêmeas) e as fêmeas são filopátricas (fêmeas nascem e permanecem agrupadas na mesma colônia de nascimento) (Greenhall *et al.*, 1983; Wilkinson, 1985; 1990). No Brasil, pode-se dividir o grupo em quatro clados geograficamente distintos, suportados por análises filogenéticas, moleculares e estatísticas: Região Norte da Floresta Atlântica, Região Sul da Floresta Atlântica, Cerrado e Pantanal (Martins *et al.*, 2007). Em altitudes elevadas, não é incomum que *D. rotundus* seja encontrado ao longo da Cordilheira dos Andes, com elevações de até 3.500 metros (Patterson *et al.*, 1996; Kwon & Gardner, 2007). Miguel Pinto (2009) encontrou diferentes estruturas genéticas entre as populações e entre os sexos em diferentes altitudes à leste e oeste dos Andes, no Equador. Em mtDNA houve alta estruturação dos lados opostos da Cordilheira dos Andes, enquanto que houve baixa estruturação no DNA nuclear.

## 2. JUSTIFICATIVA

Compreender como a variação fenotípica está relacionada com as variações ambientais tem sido uma das principais finalidades da Biologia Evolutiva há mais de um século. Não obstante, investigar a variação fenotípica numa escala mais microevolutiva é um início para compreender a adaptação aos processos seletivos específicos e a ação da seleção natural durante a especiação. A diversidade ecológica e a variação climática, além do isolamento das linhagens, podem resultar em grandes graus de diversidade biológica, mesmo em macroescalas. Entretanto, a lacuna sobre a biologia e ecologia da grande maioria dos táxons e a escassez metodológica limita os progressos no nível evolutivo, principalmente numa ampla escala geográfica.

O morcego-vampiro-comum, *Desmodus rotundus*, apresenta distribuição geográfica ampla e heterogeneidade ambiental ao longo da região neotropical, apresentando peculiares estruturas genéticas em alguns locais ao longo de sua distribuição. Portanto, sendo excelente modelo para inferir hipóteses macroecológicas e microevolutivas.



### 3. OBJETIVOS

Sabendo-se que gradientes de temperatura e umidade são variáveis importantes na ecologia de Desmodontinae, este estudo teve como objetivo principal identificar e descrever possíveis padrões na morfologia do corpo de morcegos-vampiros em macroescala, a partir do uso de ferramentas de georreferenciamento e Morfometria Geométrica. Além disso, buscou-se:

- Identificar se há correspondência entre o dimorfismo sexual e as respostas às diferenças ambientais, permitindo a compreensão de aspectos ecológicos e evolutivos das espécies.
- Integrar dados de diversidade morfológica com dados ambientais para investigar como o ambiente modela a evolução morfológica de morcegos-vampiros ao longo da ampla distribuição geográfica das espécies

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1 Aquisição e processamento dos dados morfométricos

Foram mensurados espécimes de *Desmodus rotundus* depositados em coleções científicas de referência no continente americano. O crânio foi utilizado como um representante para o tamanho do corpo, uma vez que tamanho do crânio varia conforme o tamanho do corpo. A grande maioria das etapas de processamento de dados foram baseadas no conjunto de programas TPS de James Rohlf. Para a morfometria geométrica 2D do crânio foram utilizadas fotografias digitais com uma câmera Sony H50 apoiada num tripé de mesa. Afim de adequar todas as fotos a uma mesma escala, foi mantido um papel milimetrado ao lado de cada crânio. Isto porque a manutenção entre a distância da lente objetiva da câmera fotográfica e o crânio dificilmente seria a mesma para todos os espécimes, causando alteração principalmente quanto ao tamanho entre os indivíduos. Posteriormente, o tamanho do crânio foi calibrado utilizando um fator de escala para cada espécime fotografado. Os arquivos com as fotografias foram agrupados e gerados no programa tpsUtil versão 1.58 (Rohlf, 2013).

A digitalização dos marcos anatômicos foram obtidas no tpsDig2 versão 1.40 (Rohlf, 2013) e realizadas por um único operador (Patricio-Costa, P.). Foram selecionados 16 marcos anatômicos ( $p=16$ ) homólogos nas vistas dorsal e ventral e 18 marcos anatômicos ( $p=18$ ) na vista lateral (FIGURA 1). Para critério de escolha dos marcos anatômicos, assumiu-se aqueles que abrangessem homoganeamente a estrutura analisada (crânio) e que trouxessem informações sobre as dimensões largura-altura-comprimento dos crânios e de regiões de possíveis importâncias funcionais. Para tanto, marcos anatômicos do tipo I e II foram mensurados.

Erros de mensuração sempre existem em qualquer conjunto de dados, mas estes não podem ser substancialmente maiores que as diferenças a serem mensuradas (Zelditch *et al.*, 2004). Assim, em busca de minimizar o erro iminente de digitalização dos marcos anatômicos, foram feitas três repetições da digitalização de cada espécime, em todas as vistas (dorsal, ventral e lateral). Durante as análises posteriores, foram mantidas cada uma das três repetições separadamente. Isto porque acreditamos que apenas fazer a média aritmética dentre as repetições pode mascarar uma repetição cujo desvio é maior do que o erro médio da repetibilidade. No entanto, para evitar o conflito de não ter uma única variável que descreva cada indivíduo para análises estatísticas e macroecológicas futuras, um *script* no programa R está sendo escrito, embora ainda em

teste. Isto para evitar que um ponto erroneamente marcado em uma repetição desloque o ponto médio entre as repetições, num plano cartesiano para um outro ponto

Para testar se a variação na forma entre um conjunto de espécimes é excessivamente grande – e portanto métodos estatísticos baseados na aproximação do espaço tangente serão inadequados (Viscosi & Cardini, 2001) – foi utilizado o programa tpsSmall versão 1.29 (Rohlf, 2013). Isto porque o espaço tangente é semelhante ao Espaço de Forma de Kendall (Kendall, 1984) quando a forma de dispersão encontrada é pequena.



**FIGURA 1:** Fotografias digitais de *Desmodus rotundus* nas vistas dorsal (p=16), lateral (p=18) e ventral (p=16). Escala 1.0cm.

## 4.2 Análises de morfometria geométrica

A partir das coordenadas cartesianas nos marcos anatômicos dos indivíduos, foram geradas conformações médias/consenso e deformações para detectar as diferenças de forma entre os organismos por meio da superposição de um sobre outro. As deformações são os componentes principais da variação entre espécimes de acordo com os resíduos de Procrustes (Monteiro & Reis, 1999). Dentre as deformações, as deformações relativas são as que provêm importante relevância biológica ao informar sobre os padrões biologicamente significativos dentre os marcos anatômicos mensurados (Rohlf & Marcus, 1993). A placa fina de deformação (“*thin-plate spline*”) faz alusão a uma placa fina metálica de espessura desprezível e comprimento infinito. A energia necessária para deformar esta fina placa depende principalmente da posição dos marcos anatômicos individuais entre uma forma e outra (Bookstein, 1989b), além de depender da distância que estes marcos se encontram um dos outros (Lawing & Polly, 2010). Ou seja, a força feita para deformar a placa é uma quantificação das diferenças entre as formas analisadas no estudo. Para interpretar e visualizar a variação de forma foram utilizados gráficos do tipo “*lollipops*” e grades de deformação da placa. No gráfico “*lollipops*”, a direção e o tamanho dos vetores representam a direção e a magnitude da variação de forma dos espécimes a partir de uma configuração consenso

(média). Nas grades de deformação, os componentes uniformes descrevem as dilatações e compressões ao longo do eixo x e y na grade Cartesiana. As deformações principais, parciais e relativas foram realizadas no programa tpsRelw versão 1.53 (Rohlf, 2013).

Uma vez que os organismos são essencialmente multidimensionais, são necessários no mínimos três vetores (ex.: altura, largura e comprimento) para descrever razoavelmente a forma de um ser vivo. Assim a análise multivariada em Morfometria Geométrica gera um espaço simplificado, onde comparações relativas entre as formas são possíveis. Logo, metodologias baseadas na Análise Generalizada de Procrustes (GPA) foram realizadas no programa MorphoJ versão 1.05f (Klingenberg, 2011) para dados simétricos (vista dorsal e ventral) e assimétricos (vista lateral). Esta etapa permite que todos os indivíduos sejam igualmente tratados, livres dos efeitos de tamanho e posição, a partir dos processos de translação, escalonamento e rotação. E, principalmente, permite uma clara diferenciação entre os componentes de tamanho e forma na variação morfológica. O componente tamanho foi mensurado como o tamanho do centroide de cada configuração (espécime). Logo, todas as variações restantes foram atribuídas como relativas ao componente forma, o qual foi computado por padronizar cada configuração (espécime) a um único tamanho de centroide e por minimizar os efeitos de orientação e posição. O cálculo do tamanho do centroide foi realizado no programa tpsRelw versão 1.53 (Rohlf, 2013) e a variação de forma foi realizada no programa MorphoJ versão 1.05f (Klingenberg, 2011). Indivíduos considerados “*outliers*” foram identificados e avaliados ao serem comparados com a forma média (Tabachnick & Fidell, 2001).

Para diminuir a dimensão dos dados, sumarizando a relação entre as variáveis, foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) a partir da matriz de covariância, ambas no MorphoJ. Esta análise é capaz de explicar a variância dos dados através da construção de combinações lineares das variáveis originais que não são correlacionadas e maximizar a quantidade de variância explicada (Neff & Marcus, 1980). Para isto, geralmente usa dois ou três componentes principais, os quais explicarão a maior parte da variância dos dados, sendo utilizada quando não se tem um agrupamento *a priori*.

Para inferências sobre o dimorfismo sexual de tamanho do centroide, foi realizado Teste T de Student para amostras independentes no programa PAST (Hammer *et al.*, 2001). Foram omitidos destas análises indivíduos que não possuíam identificação quanto ao sexo na base de dados e nem no próprio espécime tombado, sendo tratados nos dados brutos com “sexo não-identificado” ou simplesmente “NI”.

### 4.3 Aquisição e análise de dados espaciais

Concomitantemente à fotografia dos crânios, eram anotadas as informações acerca da localidade em que o espécime havia sido coletado. Quando os dados disponíveis na etiqueta de coleta do espécime e/ou nos bancos de dados dos museus não apresentavam georreferenciamento, as informações sobre a latitude e longitude foram obtidas adotando a seguinte ordem de critérios de escolha: 1) coordenadas das localidades a partir Gazzetters; 2) coordenada do município a partir de ferramentas de informações geográficas de *sítes* especializados (nacional: geoLoc e internacional: Fallingrain). Ambos estão atualmente disponíveis em [splink.cria.org.br/geoloc](http://splink.cria.org.br/geoloc) e [www.fallingrain.com](http://www.fallingrain.com), respectivamente. Ferramentas complementares de georreferenciamento disponíveis pela plataforma SpeciesLink ([splink.cria.org.br/](http://splink.cria.org.br/)) também foram utilizadas, como: DataCleanning e Conversor.

Para obter informações acerca das características ecológicas dos locais onde os morcegos haviam sido coletados, foram extraídas variáveis ambientais de cada ponto amostrado, utilizando-se o programa ArcGIS versão 9.3 (ESRI, 2011). Dezenove variáveis bioclimáticas do Bioclim ligadas à temperatura e pluviosidade, além de um índice de cobertura vegetal (NDVI) e de evapotranspiração foram utilizados (descrições das variáveis bioclimáticas em ANEXO 2). Isto porque morcegos são afetados diretamente por precipitação (Erickson & West, 2002) e temperatura (Park *et al.*, 2000). Para dados de latitude e longitude bem como para as extrações de todas as 21 variáveis bioclimáticas foram consideradas as projeções com a distância geodésica, a qual assume a curvatura da Terra (parâmetro *datum* WGS84)

Uma vez que avaliar a importância das variáveis ambientais de todas estas variáveis bioclimáticas é uma tarefa complexa, foram realizadas técnicas de redução da dimensão e correlação entre as variáveis bioclimáticas para lidar com estes dados multivariados (Manly 1994). Logo, foi feita uma Análise de Componentes Principais (PCA) baseada em uma matriz de correlação, ambos no programa R (R Development Core Team, 2009), pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2015). O número de eixos da PCA utilizados foi determinado por comparação com a diminuição de variância esperada pelo critério de “*broken stick*” (Legendre e Legendre, 1998), sendo retidos os eixos cujos autovalores observados são maiores do que os autovalores esperados ao acaso. A comparação entre os autovalores observados e esperados (“*broken stick*”) fornece o melhor ajuste de simplicidade do cálculo e avaliação apurada da dimensionalidade (Jackson, 1993; Stevens, 2013). Os *scores* dos eixos da PCA interpretáveis foram então utilizados como representantes de componentes da variação ambiental da espécie. Assim, foram utilizadas as variáveis ecológicas menos correlacionadas entre si, sendo que as demais

variáveis bioclimáticas foram descartadas por serem altamente autocorrelacionadas espacialmente e multicolineares.

#### 4.4 Análises macroecológicas

A partir de então, as variáveis consideradas mais significativas foram avaliadas como variáveis preditoras da variação morfológica (tamanho do centroide e forma do crânio), a partir de uma Regressão Linear. Para detectar resíduos de multicolinearidade, ainda, foi observado a combinação entre duas estatísticas: o Fator de Inflação da Variância (VIF) e o Condition Number (CN). A primeira, refere-se à medida do grau em que cada variável independente é explicada pelas demais variáveis independentes (Hair *et al.*, 2005). Já a segunda, é a razão entre o maior e o menor autovalor, sendo que o valor se inicia em 1 e aumenta na medida em que a colinearidade entre as variáveis aumenta.

A seleção de modelos é uma estratégia para estudos exploratórios que emergem a partir dos próprios dados, sendo portanto adequadas para explorar possíveis relações causais entre variáveis preditoras e resposta. Assim, a seleção de modelos foi realizada para tentar explicar o padrão das variáveis ambientais preditoras (filtrados previamente pela PCA e matriz de correlação) sobre a variável resposta morfológica. Como os valores individuais do critério de Akaike (AIC) são pouco explicativos, os melhores modelos são aqueles que apresentam  $\Delta AIC$  dentre zero e dois (Burnham & Anderson, 2003). Ou seja, os que oferecem os melhores suportes relativos aos dados e podem ser utilizados para inferências sobre o padrão ecológico em questão. As etapas da escolha das melhores variáveis preditoras da variação morfológica (Regressão Linear e seleção de modelos) foram realizada no programa SAM v.4.0 (Rangel *et al.*, 2010).

Mas como as variáveis ambientais são geralmente autocorrelacionadas espacialmente, avaliou-se os efeitos da distância e ambiente na estimativa dos componentes ambientais. Assim, a presença de autocorrelação espacial foi investigada para evitar que os dados de morfologia tendessem a apresentar uma forte influência espacial. Essa análise mede a similaridade entre as unidades amostrais para uma dada variável em função da distância espacial (Legendre & Legendre, 1983; Martins, 1996; Dale & Fortin, 2002; Epperson, 2005; Haining, 2009). O padrão de autocorrelação espacial foi quantificado ao gerar correlogramas espaciais (semivariogramas) do tamanho (tamanho de centroide) e forma (PC1 e PC2) para 18 classes de distâncias geográficas (*default*) através da métrica do Índice de Moran (I de Moran), o qual varia geralmente de -1 a 1. Sendo que valores mais próximos de -1 e 1 indicam que tamanho e forma de crânio em localidades próximas são mais similares (autocorrelação positiva)

ou menos similares (autocorrelação negativa), respectivamente, do que se espera ao acaso. Algumas metodologias de investigação e tratamento da autocorrelação espacial já existem, as quais variam em relação aos pressupostos. Sendo, por exemplo, o número de classes um parâmetro ajustável: i) quanto maior o número de classes maior será o detalhamento de cada variação no mapa; ii) ainda não está claro qual a influência exata da vizinhança levando em consideração a biologia dos organismos, principalmente em animais voadores. A capacidade e comportamento de voar de *D. rotundus*, embora restrito a poucos quilômetros ao redor do abrigo (Fleming *et al.*, 1972; Crespo *et al.*, 1972; Greenhall *et al.*, 1983) ainda é muito superior à capacidade de deslocamento de um pequeno roedor, por exemplo. Assim, se a distância é escolhida de acordo com a escala espacial dos dados, qual distância entre duas localidades amostradas para morcegos seria distante o suficiente para que elas possam ser realmente tratadas independentemente? Logo, optou-se por classes de distância geográficas padrão, sugerido pelo programa utilizado, com o objetivo de controlar o padrão espacial, e sim apenas para descrever o padrão encontrado. A significância estatística do coeficiente de I de Moran foi calculado a partir de 4999 aleatorizações (Legendre & Legendre, 1998), no programa SAM v.4.0 (Rangel *et al.*, 2010).

Alguns trabalhos tem proposto uma estruturação geográfica resultante da história evolutiva de vários grupos de vertebrados na América do Sul, a partir da investigação dos eventos de transição entre os biomas/ecorregiões. Sendo aves (Willis, 1992; Batalha-Filho *et al.*, 2012; 2014), anuros (Carnaval *et al.*, 2009), pequenos mamíferos (Costa, 2003) e morcegos (Patricio-Costa *et al.* dados não publicados). Seguindo essa abordagem, no presente estudo cada indivíduo amostrado foi incluído como um táxon terminal à reconstrução filogenética de *Desmodus rotundus* a partir de haplótipos de mtDNA agrupados basicamente por bioma, feita por Martins *et al.* (2009), sendo cada indivíduo uma unidade amostral. No entanto, optou-se por unir as definições de agrupamentos por biomas sugeridos por Martins *et al.* (2009) com as definições de áreas por ecorregiões propostas pela World Wildlife Fund (WWF) (Olson *et al.*, 2001), principalmente para abranger melhor as localidades amostradas. Em virtude da distribuição da espécie ser apenas Neotropical, utilizou apenas as ecorregiões que são encontradas entre o sul do México e norte da Argentina. A ecorregião *Tropical Rain Forest* referindo-se a região amazônica. A *Atlantic Forest* compreendendo à vegetação da costa do Oceano Atlântico, cuja separação norte-sul se dá Rio Doce (ES) (*North Atlantic Forest* e *South Atlantic Forest*). A *Dry Forest* compreendendo os biomas referentes à Diagonal Seca (Cerrado, Chaco e Caatinga), aos desertos e outras regiões áridas da região andina. A *Wetland Forest* referindo-se às regiões alagadas, como

mangues, o Pantanal e regiões inundadas da América Central. E *Central America Forest* compreendendo as florestas de coníferas tropicais da América Central.

Após a delimitação das ecorregiões, determinou-se a ecorregião a que cada localidade amostrada correspondia, a partir de sua longitude e latitude, utilizando os pacotes *sp* (Pedesma, 2015) e *maptools* (Bivand *et al.*, 2015) do programa R (R Development Core Team, 2009). Os *shapefiles* das ecorregiões (Terrestrial Ecoregions of the World) encontram-se disponíveis online. Logo, foi construído um cladograma, baseado na reconstrução filogenética de haplótipos de mtDNA de Martins *et al.* (2009) e nas ecorregiões propostas pela WWF, no programa Mesquite Versão 3.03 (Maddison & Maddison, 2008). Os comprimentos de ramos baseados nos tempos de divergência dos terminais presentes na filogenia de Martins *et al.* (2009) foram aqui igualmente utilizados; já os demais, foram assumidos como 1.

Teste de Mantel foi realizado para avaliar a correspondência da variação morfológica (tamanho e forma) com a variação molecular (haplótipos de mtDNA separados em ecorregiões), variação geográfica (latitude e longitude) e variação ambiental (21 variáveis bioclimáticas iniciais) (Mantel, 1967; Legendre & Fortin, 1989). O algoritmo do teste foi baseado em distâncias euclidianas entre matrizes, par a par, no programa R (R Development Core Team, 2009), pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2015).

Após entender os padrões espaciais nos dados, avaliou-se a concordância entre morfologia e a diversidade ecológica, bem como os processos ecológicos e evolutivos que embasam estes padrões espaciais. Para tanto, utilizou-se a análise Filogenética dos Mínimos Quadrados Generalizados (*Phylogenetic Generalized Least-Squared – PGLS*), no programa R (R Development Core Team, 2009), implementados nos pacotes *ape* (Paradis *et al.*, 2015), *geiger* (Harmon *et al.*, 2015) e *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2015). Numa análise exploratória, testou-se o efeito direto do ambiente no tamanho e forma do crânio, comparando-se quatro modelos. Os *scores* representantes dos componentes principais da forma do crânio (PC1, PC2 e PC3), individualmente, como variável resposta ao gradiente ambiental, ajustado ao Movimento Browniano (modelo 1) e sob ajuste ao Modelo Ornstein-Uhlenbeck (modelo 2). O tamanho do centroide do crânio (TC) como variável resposta ao gradiente ambiental, ajustado ao Movimento Browniano (modelo 3) e sob ajuste ao Modelo Ornstein-Uhlenbeck (modelo 4).

Como critério de avaliação, o melhor modelo foi aquele que apresentou o maior valor de *likelihood* e menor AIC. Uma vez que OU apresenta um parâmetro a mais que BM, a comparação de *likelihood* foi calculada por *Likelihood Ratio Test* (LRT), considerando 1 grau de liberdade. LRT assume que Delta ( $d$ ) é o dobro da razão entre as *likelihood* do modelo mais complexo (OU) e do mais simples (BM). No caso do *log*



da *likelihood*, quanto mais  $d$  é diferente de zero, mais o modelo complexo é significativo em relação ao modelo mais simples.

Avaliar características morfológicas intra ou interespecificamente pode permitir profunda compreensão dentro de processos evolutivos, desde que as análises levem em conta o grau de parentesco entre os indivíduos ou espécies, além de considerarem uma possível autocorrelação filogenética. Assim a metodologia PGLS carece de três informações: dados contínuos para duas ou mais características fenotípicas de espécies/populações; estimativa da relação filogenética entre estas espécies/populações; e comprimento de ramo da árvore filogenética, baseada numa medida de mudança (Ex.: tempo de divergência) (Garland *et al.*, 1992; 2005). Logo, todos estes critérios foram devidamente assumidos, sendo já citados e explicados anteriormente.

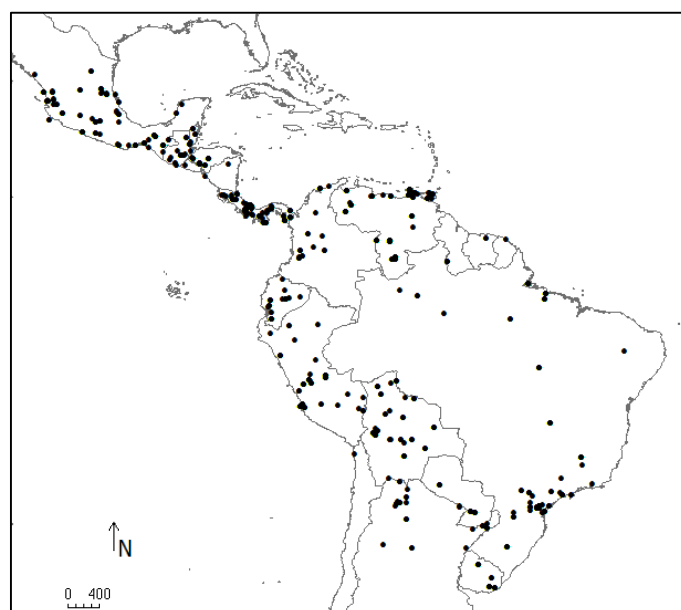
## RESULTADOS

### 5.1 Aquisição e processamento dos dados morfológicos

Foram fotografados e analisados 1266 espécimes de *Desmodus rotundus* depositados em coleções científicas nacionais e internacionais (TABELA 1). Considerando os indivíduos cujo local de coleta eram semelhantes ou iguais (sobreposição de coordenadas no mapa), foram abrangidas cerca de 275 localidades diferentes ao longo da distribuição geográfica da espécie (FIGURA 2).

**TABELA 1: Número de indivíduos analisados de morcego-vampiro nas coleções científicas visitadas.**

Coleção científica	Localização	<i>D. rotundus</i>
Museu de História Natural do Capão da Imbuia (MHNCI)	Curitiba, Brasil	38
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP)	São Paulo, Brasil	49
American Museum of Natural History (AMNH)	New York, Estados Unidos	432
Smithsonian Institution (USNM)	Washington D.C., Estados Unidos	674
Field Museum of Natural History (FMNH)	Chicago, Estados Unidos	19
Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN)	Buenos Aires, Argentina	54
<b>TOTAL</b>		<b>1266</b>

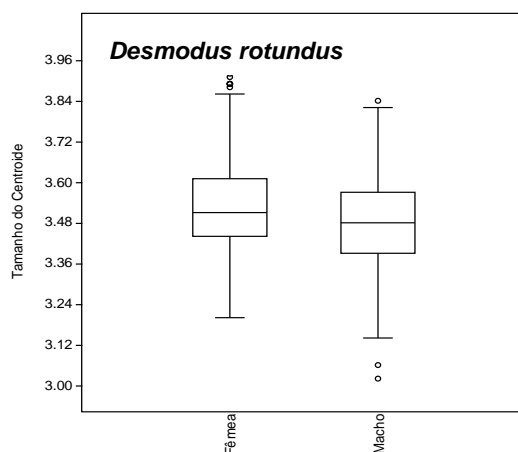


**FIGURA 2: Localização dos registros de ocorrência espacialmente únicos amostrados dos espécimes de *Desmodus rotundus*. Escala: 400km.**

Teste de replicatas com cerca de 10% dos dados foram realizados previamente para saber se havia diferença entre as digitalizações dos marcos anatômicos entre as repetições 1, 2 e 3, sendo não-significativos. Os testes exploratórios sobre a adequação dos métodos estatísticos baseados na aproximação do espaço tangente de Kendall foram confiados em toda amostragem e, portanto, utilizada nas análises posteriores.

## 5.2 Tamanho do crânio

Em *Desmodus rotundus*, a análise de tamanho resultou num tamanho de centroide médio e desvio padrão (ventral, dorsal e lateral) de  $3,51\text{mm} \pm 1,38$ , sendo  $3,53\text{mm} \pm 1,38$  para fêmeas e  $3,48\text{mm} \pm 1,33$  para machos (FIGURA 3). Na inferência sobre o dimorfismo sexual de tamanho do corpo (médias do tamanho do centroide) houve valor de t de Student igual a 6,39 e  $P=2,33$ ; ou seja, ausência de dimorfismo sexual do tamanho.

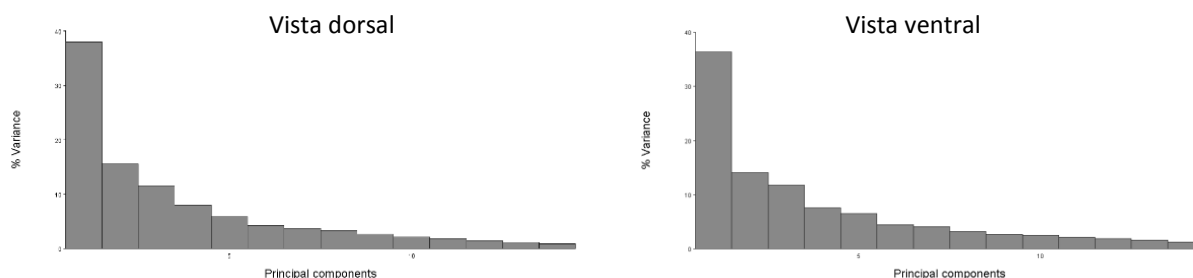


**FIGURA 3: Boxplot do dimorfismo sexual do tamanho do centroide dos crânios de *D. rotundus* (vista ventral).** As caixas e as linhas verticais representam, respectivamente, a média e desvio padrão, incluindo os indivíduos atípicos (“outliers”).

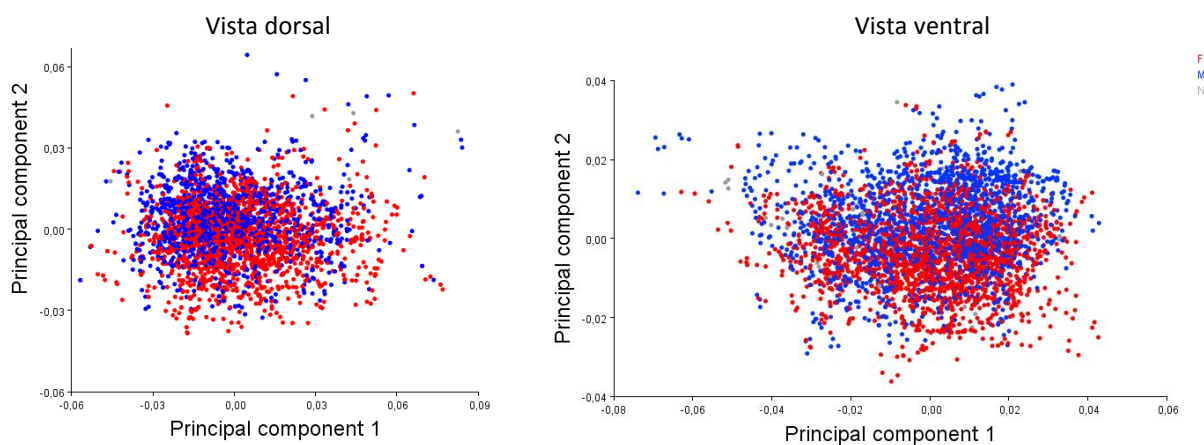
## 5.3 Forma do crânio

Após a Análise Generalizada de Procrustes e a Análise de Componentes Principais, os três primeiros componentes (PC1, PC2 e PC3) explicaram 62,16% da variação de forma em *D. rotundus* na vista ventral e 65,05% da variação na vista dorsal (FIGURA 4). A vista lateral demonstrou ser pouco confiável para determinação dos marcos anatômicos, principalmente por apresentar muitos marcos anatômicos do tipo II

e III e pela frequente fratura de algumas estruturas frágeis ou mal estado de conservação e/ou preparação do crânio. Portanto, a vista lateral foi removida das análises subsequentes. A partir da redução da dimensionalidade gerada pela PCA, os componentes principais 1 e 2 foram os que apresentaram a maior variação nos dados (FIGURA 5).



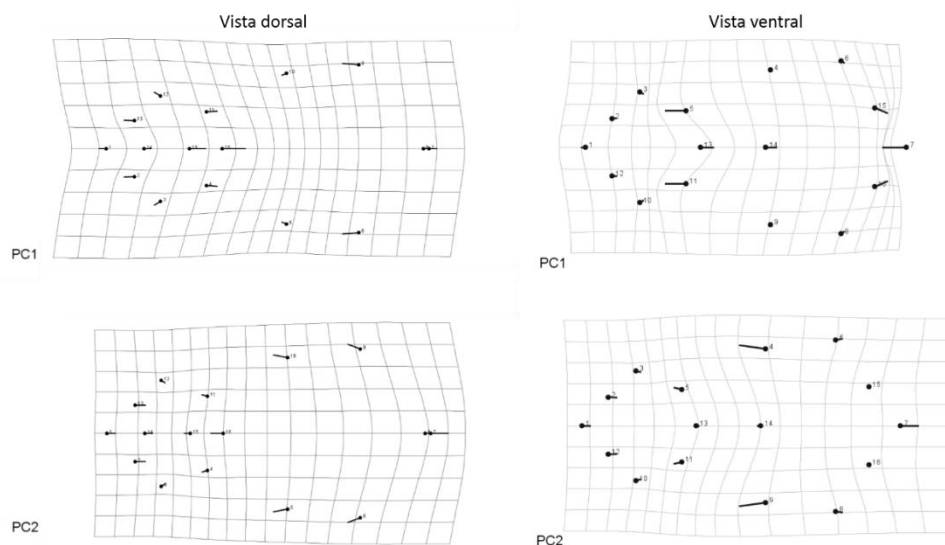
**FIGURA 4: Percentual de variância explicada por cada componente principal dos espécimes de *Desmodus rotundus*. Vista dorsal e ventral.**



**FIGURA 5: Variação morfológica do crânio de *Desmodus rotundus*, a partir da redução da dimensionalidade gerada por Análise de Componentes Principais. Os componentes principais 1 e 2 foram os que apresentam a maior variação nos dados. Sendo F=fêmea, M=macho e NI=sexo não-identificado.**

A partir das grades de deformação e gráficos *lollipop*s foi possível identificar uma grande variação morfológica entre os indivíduos amostrados (FIGURA 6). O PC1 (vista dorsal) evidenciou um alongamento no rosto em direção à região anterior seguido de um alongamento em direção à região posterior na região inter-orbital. No PC2 (vista dorsal), no entanto, houve um encurtamento do rosto e um alargamento da região distal do crânio. O PC1 (vista ventral) evidenciou que há uma concentração da variação nos marcos anatômicos distais que achatam fortemente o crânio na porção mais posterior e

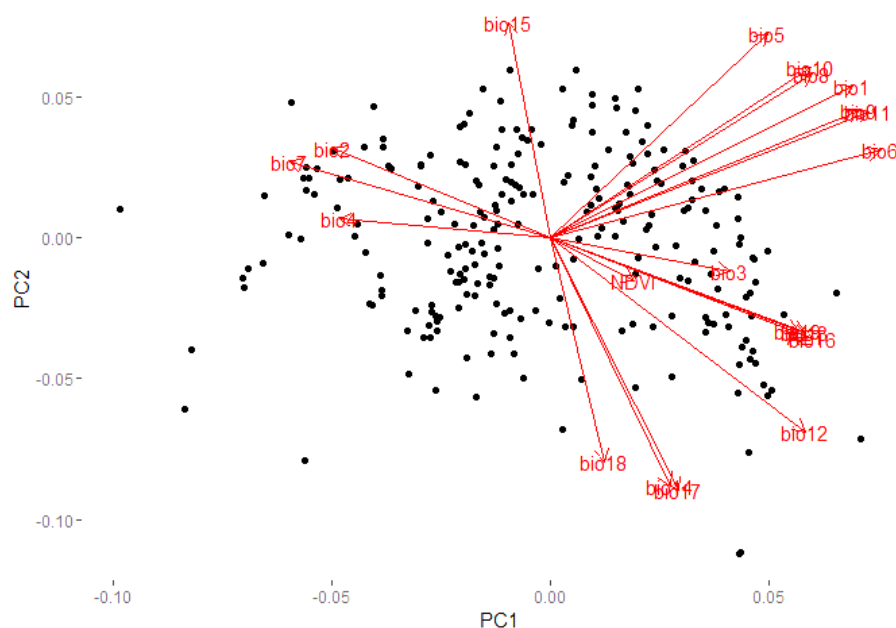
há um alongamento na região inter-orbital do crânio acarretado pelos marcos latero-centrais. No PC2 (vista ventral), no entanto, houve um encurtamento do rosto.



**FIGURA 6: Variação na forma do crânio de *Desmodus rotundus*.** Visualização do vetor da intensidade e direção da variação de forma a partir do gráfico de “lollipop” e a partir da grade de deformação. PC1 e PC2 os componentes principais que apresentam a maior variação nos dados. Score 0.1.

#### 5.4 Dados espaciais

Um total de 1058 indivíduos tiveram dados morfológicos, geográficos, ecológicos e filogenéticos cabíveis para as análises subsequentes (*best data available*). Dentre as 21 variáveis bioclimáticas consideradas inicialmente, a PCA resumiu os dados ao apresentar os componentes principais 1 a 3 como sendo os componentes interpretáveis, uma vez que apresentaram autovalores maiores do que o obtido pelo critério de parada de “*broken stick*” (FIGURA 7). Os componentes 1, 2 e 3 explicaram juntos 16.179% da variação dos dados, com valores de 9.204, 4.645 e 2.330%, respectivamente. Para o Componente 1, a variável que mais contribuiu foi a bio6 (*loading* = 0.309), no Componente 2 foi a bio14 e no Componente 3 foi a bio4. Dentre os três componentes interpretáveis, as variáveis bio4 (Sazonalidade de temperatura, *loading* = 0.491), bio6 (Temperatura mínima no mês mais frio, *loading* = 0.309) e bio15 (Sazonalidade da precipitação pluviométrica, *loading* = 0.311) foram as que mais contribuíram positivamente, já bio3 (Isotermalismo, *loading* = -0.479), bio17 (Precipitação média do quartil mais seco, *loading* = -0.368) e bio14 (Precipitação pluviométrica do mês mais seco, *loading* = 0.361) foram as que mais contribuíram negativamente. AET e NDVI tiveram baixa contribuição nos componentes interpretáveis, e apenas são visíveis quando plotado o gráfico PC2 e PC3.



**FIGURA 7:** Análise de Componentes Principais, baseada numa matriz de correlação, das variáveis bioclimáticas de temperatura, pluviosidade, potencial de evapotranspiração e grau de cobertura vegetal nas localidades amostradas dos espécimes de *Desmodus rotundus* cujo tamanho e forma do crânio foi mensurado. Os eixos de PC1 e PC2 representam os scores das variáveis bioclimáticas bio1 a bio19, AET e NDVI.

## 5.5 Análises macroecológicas

Na mensuração da contribuição das variáveis evidenciadas pela PCA, a Regressão Linear demonstrou que em bio14 (VIF=81.028) e bio17 (VIF=76.923) houve altíssima multicolinearidade, ou seja, são as variáveis que mais apresentam dependência com demais variáveis. Além disso, a Regressão Linear das variáveis preditoras de tamanho do centroide do crânio de *Desmodus rotundus* apresentaram coeficiente de determinação fraquíssimo:  $r^2 = 0.298$ ,  $F = 74.416$ ,  $P < 0.001$ . Assim, a única variável com independência entre si (VIF baixo: 7.994;  $P = 0.624$ ) foi bio3.

Já para a variável preditora da forma do crânio, a Regressão Linear apresentou coeficiente de determinação fraco a forte nos PC1, PC2 e PC3. No PC1 ( $r^2 = 0.006$ ,  $F = 0.955$ ,  $P = 0.427$ ), as variáveis com independência entre si foram bio6 (VIF=1.623 e  $P = 0.27$ ), bio15 (VIF=2.466 e  $P = 0.514$ ) e bio3 (VIF=7.994 e  $P = 0.55$ ). No PC2 ( $r^2 = 0.003$ ,  $F = 0.477$ ,  $P = 0.825$ ), as variáveis com independência entre si foram bio6 (VIF=1.623 e  $P = 0.231$ ), bio15 (VIF=2.466 e  $P = 0.993$ ) e bio3 (VIF=7.994 e  $P = 0.94$ ). Enquanto que para o PC3 ( $r^2 = 0.004$ ,  $F = 0.681$ ,  $P = 0.665$ ), as variáveis com independência entre si foram bio6 (VIF=1.623 e  $P = 0.174$ ), bio15 (VIF=2.466 e  $P = 0.913$ ) e bio3 (VIF=7.994 e  $P = 0.881$ ).

**TABELA 2: Regressão Linear das variáveis bioclimáticas de temperatura, pluviosidade, potencial de evapotranspiração e grau de cobertura vegetal nas localidades amostradas dos espécimes de *Desmodus rotundus* cujo tamanho e forma do crânio foi mensurado** Bio3, bio4, bio6, bio14, bio 15 e bio17 representam aquelas variáveis bioclimáticas que melhor representaram a variação dos dados. CN=*Condition Number*, VIF=*Variance Inflation Factor*, P=probabilidade, TC=tamanho do centroide (variação de tamanho) e PC1, PC2 e PC3 os componentes principais que explicam a maior variação dos dados de forma (variação de forma).

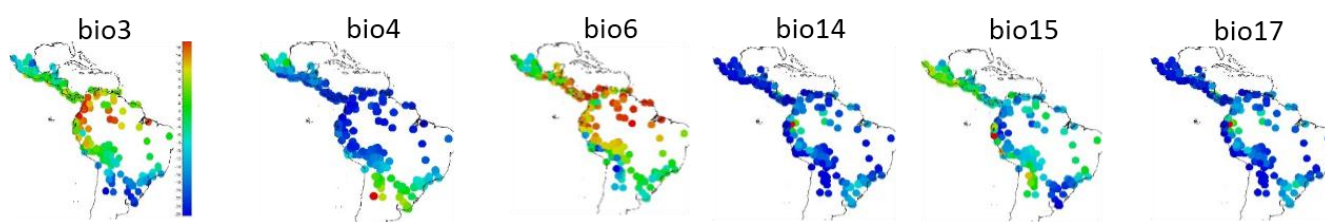
	TAMANHO		FORMA		
	global	TC	PC1	PC2	PC3
	CN=20.66	P~0.000	P=0.427	P=0.825	P=0.665
	VIF	P	P	P	P
bio3	<b>7.994</b>	<b>0.624</b>	<b>0.555</b>	<b>0.94</b>	<b>0.881</b>
bio4	9.348	<0.001	<b>0.474</b>	<b>0.886</b>	<b>0.571</b>
bio6	<b>1.623</b>	<0.001	<b>0.27</b>	<b>0.231</b>	<b>0.174</b>
bio14	76.923	<b>0.126</b>	<b>0.906</b>	<b>0.618</b>	<b>0.941</b>
bio15	<b>2.466</b>	0.003	<b>0.514</b>	<b>0.993</b>	<b>0.913</b>
bio17	81.028	0.033	<b>0.712</b>	<b>0.613</b>	<b>0.98</b>

**TABELA 3: Seleção de Modelos das variáveis bioclimáticas mais significativas na Regressão Linear.** CN=*Condition Number*,  $r^2$ =coeficiente de determinação,  $\Delta AICc$  =delta do critério de Akaike corrigido, TC=tamanho do centroide (variação de tamanho) e PC1, PC2 e PC3 os componentes principais que explicam a maior variação dos dados de forma (variação de forma).

	Melhores modelos	$r^2$	CN	$\Delta AICc$
PC1	<b>bio6</b>	0.002	1	<b>0</b>
	bio6, bio15	0.003	1.004	1.264
	bio3, bio6	0.002	1	2.013
	bio3, bio15	0.001	1.06	3.202
	bio3, bio6, bio15	0.003	1.695	3.272
PC2	<b>bio6</b>	0.002	1	<b>0</b>
	bio6, bio15	0.002	1.004	1.971
	bio3, bio6	0.002	1.688	2.001
	bio3, bio6, bio15	0.002	1.695	3.979
PC3	<b>bio3</b>	0.002	1	<b>0</b>
	bio3, bio6	0.003	1.688	0.631
	bio3, bio15	0.002	1.06	1.57
	bio3, bio6, bio15	0.003	1.695	2.16
TC	<b>bio3, bio6</b>	0.27	1.688	<b>0</b>
	bio3, bio6, bio15	0.271	1.695	1.169

Assim, fez-se uma seleção de modelos das variáveis bioclimáticas mais significativas após a Regressão Linear (TABELA 3). Dentre todas as combinações possíveis entre as variáveis filtradas, as variáveis bioclimáticas bio3 e bio6, consideradas individualmente ou não, perderam menos informação para o modelo, ou seja, apresentaram  $\Delta AICc$  = zero.

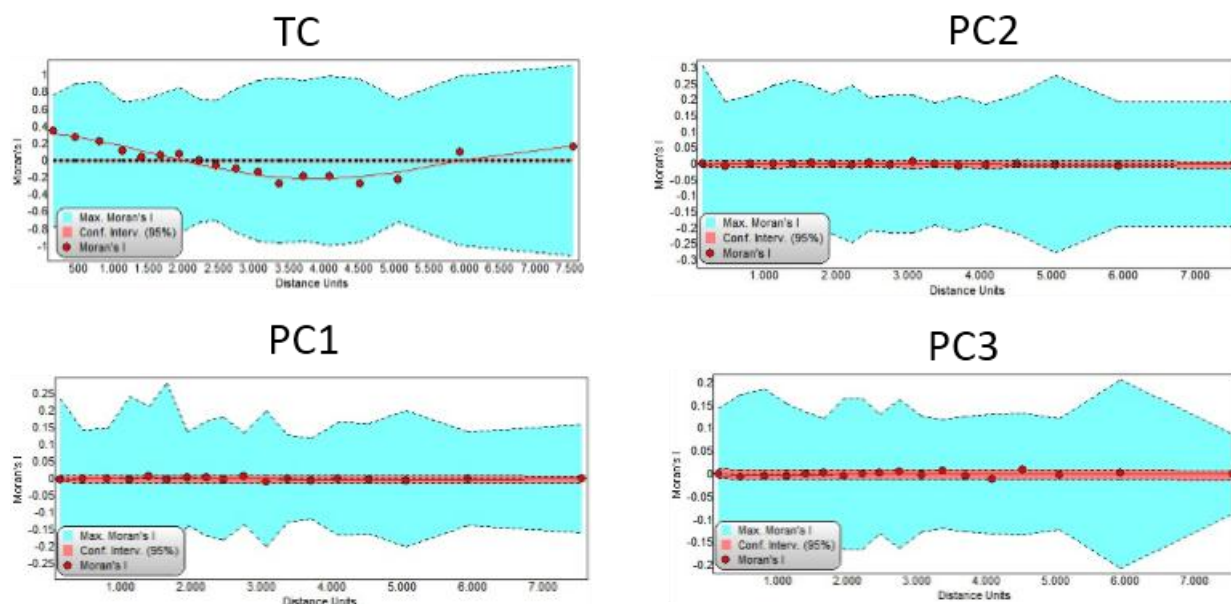
Na avaliação da autocorrelação espacial das variáveis, os resíduos da Regressão Linear (FIGURA 8), ainda demonstraram ser autocorrelacionados espacialmente, embora estivessem normalmente distribuídos. Essa presença de um padrão localizado em algumas regiões do mapa, principalmente no caso de bio 3, bio 4, bio6 e bio15 demonstram que ainda há uma estruturação espacializada nos resíduos da regressão. Isto é, os resíduos da regressão para bio3, bio4, bio 6, bio14, bio15 e bio17 não estão distribuídos aleatoriamente ao longo do mapa.



**FIGURA 8: Mapa dos resíduos da Regressão Linear das variáveis bioclimáticas mais significativas.** Bio3, bio4, bio6, bio14, bio15 e bio17 representam as variáveis bioclimáticas. Cores quentes representam valores altos e cores frias representam valores baixos das variáveis.

Ao investigar a autocorrelação espacial em função da distância espacial, identificou-se menor independência dos dados entre pequenas e longas distâncias quando avaliado o tamanho do crânio (TC). Sendo encontrados apenas valores baixos de autocorrelação entre as classes de distância intermediárias, correspondentes a 1.000 e 3.000 km. Para a forma do crânio (PC1, PC2 e PC3), os valores de autocorrelação espacial se mantiveram baixos ao longo de todas as classes de distância. (FIGURA 9)

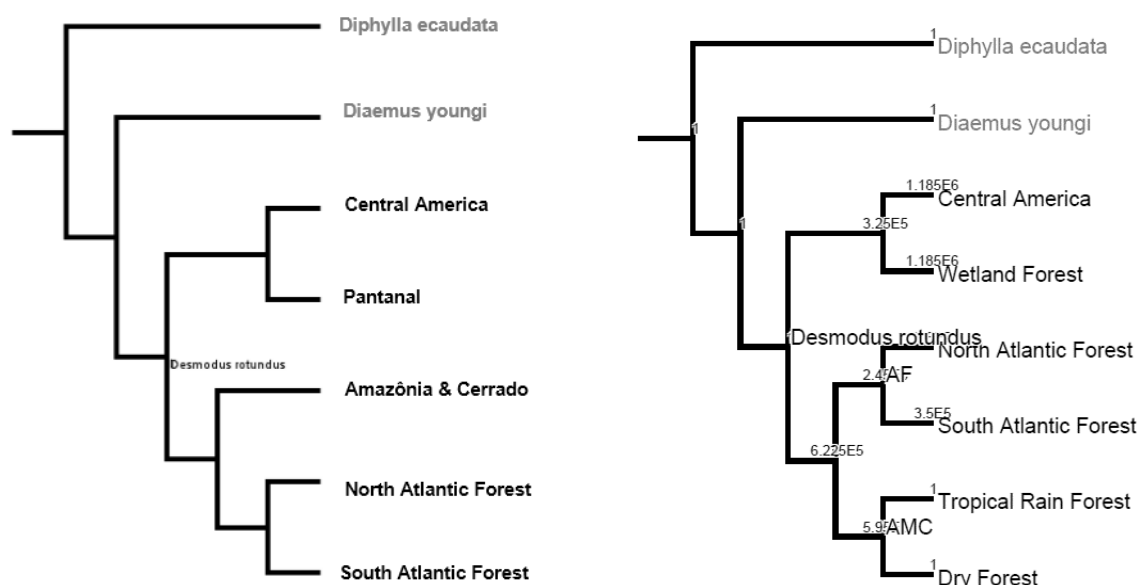




**FIGURA 9: Correlograma espacial das variáveis bioclimáticas em relação à variável resposta morfológica (forma e tamanho), através do I de Moran.** TC=tamanho do centroide (variação de tamanho) e PC1, PC2 e PC3 os componentes principais que explicam a maior variação dos dados de forma (variação de forma). Consistindo de 4999 aleatorizações.

Como resultado da união da reconstruções filogenética de mtDNA com reorganização geradas pelas defeições de áreas por ecorregiões proposta pela WWF teve um cladograma com seis áreas, cujos terminais corresponderam aos 1058 indivíduos amostrados (FIGURA 10). À *Central America Forest* foram atribuídos 175 indivíduos; 326 à *Dry Forest*; 1 à *North Atlantic Forest*; 75 à *South Atlantic Forest*; 467 à *Tropical Rain Forest*; e 13 à *Wetland Forest*.

Na avaliação da correspondência par a par entre as matrizes de distâncias morfológica, molecular, geográfica e ambiental a maioria apresentou significância (TABELA 4). Com exceção da correspondência entre variação ambiental e forma (ventral:  $p=0.64$  e  $r=-0.009$ ; dorsal:  $p=0.51$  e  $r=-0.002$ ) e variação de forma e tamanho ventral:  $p=0.084$  e  $r=0.027$ ; dorsal:  $p=0.96$  e  $r=-0.033$ ).



**FIGURA 10: Cladogramas de áreas para *Desmodus rotundus*, baseada em dados moleculares.** À esquerda, reconstrução filogenética a partir de haplótipos de mtDNA (Martins *et al.*, 2009). À direita, proposta de cladograma a partir dos mesmos haplótipos de mtDNA, no entanto, utilizando as áreas do *World Wildlife Found*. Comprimento de ramo estimado a partir da divergência filogenética dos clados.

**TABELA 4: Correspondência entre as matrizes de variação geográfica, ecológica, morfológica (tamanho e forma) e molecular, através do Teste de Mantel.** p=probabilidade de significância e r=coeficiente de correlação.

	Vista ventral		Vista dorsal	
	p	r	p	r
ambiental-tamanho	<b>0.001</b>	0.1	<b>0.001</b>	0.217
ambiental-forma	0.64	-0.009	0.516	-0.002
forma-tamanho	0.084	0.0277	0.961	-0.033
geográfica-tamanho	<b>0.001</b>	0.1072	<b>0.001</b>	0.124
geográfica-forma	<b>0.001</b>	~1	0.706	-0.009
geográfica-ambiental	<b>0.001</b>	0.078	<b>0.001</b>	0.293
molecular-tamanho	<b>0.001</b>	0.077	<b>0.001</b>	0.102
molecular-forma	<b>0.001</b>	0.349	<b>0.001</b>	-0.024
molecular-geográfica	<b>0.001</b>	0.392	<b>0.001</b>	0.136
molecular-ambiental	<b>0.001</b>	0.057	<b>0.001</b>	0.168

Na análise de PGLS, os modelos de evolução que assumem Ornstein-Uhlenbeck foram os que melhor explicaram as variáveis de forma e de tamanho do crânio de *D. rotundus*, uma vez que apresentaram os menores valores de AIC e  $p < 0.05$  (TABELA 5). O melhor modelo OU para a variação da forma (modelo 2) exibiu a variável bioclimática bio6 como o melhor representante (valor=1.634;  $p=0.037$ ). Já para o melhor modelo OU para a variação de tamanho (modelo 4), tanto bio3 (valor=-2.030;  $p=0.00$ ) quanto bio 6 (valor=1.990;  $p=0.00$ ) foram significantes.

**TABELA 5: Método Filogenético de Mínimo Quadrados Generalizados (PGLS – *Phylogenetic Generalized Least Squares*) da variação morfológica (forma e tamanho) predita pelas variáveis bioclimáticas.** PC1+PC2+PC3=forma do crânio, TC=tamanho do centroide do crânio, BM=Movimento Browniano, OU=Ornstein-Uhlenbeck, SE=erro padrão, t=estatística t, p=probabilidade. \*Valores corrigidos de Delta após *likelihood ratio test*.

	variáveis		valor ( <i>likelihood</i> )	SE	t	p
Modelo 1 (BM)	PC1+PC2+PC3 ~ (AIC=60307) (logLik=-30149)	bio3	-5.2E+09	3.92E+20	0.0001	<b>0.0227</b>
		bio6	8.8E+08	3.86E+14	2.278	<b>0.0229</b>
Modelo 2 (OU)	PC1+PC2+PC3 ~ <b>(AIC=60249)</b> ( $\alpha=1.854612$ ) (logLik=-30119)	bio3	1.789*	2.21E+14	-1.933	0.053
		bio6	1.634*	3.78E+08	2.085	<b>0.0372</b>
Modelo 3 (BM)	TC ~ (AIC=70910) (logLik=-35451)	bio3	-3.79E+18	3.52E+17	-10.785	<b>0</b>
		bio6	3.84E+17	5.91E+16	-64.948	<b>0</b>
Modelo 4 (OU)	TC ~ <b>(AIC=70856)</b> ( $\alpha=1.326$ ) (logLik=-35423)	bio3	-2.030*	3.45E+17	-10.956	<b>0</b>
		bio6	1.990*	5.82E+16	-6.693	<b>0</b>

## DISCUSSÃO

Métodos robustos para avaliação da variação morfológica, numa abordagem intraespecífica de ampla escala, associados às inferências ambientais são extremamente importantes para compreender as respostas fenotípicas às pressões ambientais (Brown & Maurer, 1989). Inclusive, o efeito do ambiente durante a ontogenia pode influenciar fortemente no padrão fenotípico no nível intraespecífico (Bogin & Rios, 2003; Carroll *et al.*, 2007). Em morcegos, particularmente, a variação morfológica é essencialmente atribuída ao tamanho do corpo em si, o qual já apresenta uma grande lacuna intraespecífica. Além disso, o representante desse tamanho do corpo para a maioria dos estudos trata da massa corpórea e/ou do tamanho do antebraço, geralmente em estudos comparativos entre espécies. Aqui, a amostragem de indivíduos depositados em museus permitiu uma abrangência de informações sobre a morfologia dos indivíduos de *D. rotundus* de uma grande heterogeneidade ambiental. Mesmo que os extremos da distribuição (principalmente o limite sul: registrado para Península de Valdéz) não foram abrangidos por motivos de defasagem das séries biológicas disponíveis em museus e em banco de dados de restrito acesso.

A questão sobre qual variável melhor representa o tamanho do corpo tem sido discutida há muito tempo. Massa corpórea, intuitivamente, poderia ser considerado o melhor índice. No entanto, um mesmo indivíduo frequentemente varia a massa corpórea numa escala sazonal ou até mesmo diária, dependendo da condição reprodutiva e física. O morcego-vampiro-comum, por exemplo, chega a se alimentar de cerca de 40% do seu peso inicial em sangue, numa única noite (Wimsatt & Guerriere, 1962; McFarland & Wimsatt, 1969). Comprimento-cabeça corpo também apresenta vários problemas, principalmente porque indivíduos depositados em museus em via seca e úmida apresentam deformações causadas pela preparação e estocagem. Portanto, mesmo diante de alguns poucos exemplares em mau estado encontrado nas coleções, crânio pareceu ser útil na representação do tamanho do corpo de *D. rotundus*.

A partir da morfometria geométrica, as variáveis (marcos anatômicos) morfométricas são altamente correlacionadas entre si. Isto porque estas variáveis compõem um organismo que cresce por inteiro. Assim, o PC1 explicou quase metade da variância dos dados. Uma vez que a maioria da variação entre os indivíduos é geralmente atribuída ao tamanho, o PC1 pode então ser interpretado como uma variável que representa a alometria. Assim sendo, PC2 e os demais PCs podem ser considerados como representantes do componente de forma, já que são ortogonais e independentes do PC1. Seguindo esta abordagem, o PC1 em *D. rotundus* evidenciou

que as mudanças na forma do crânio em vista dorsal é maior na região anterior (alongamento em direção à região posterior na região inter-orbital), enquanto que em vista ventral é mais curto na região posterior. Já no PC2 (vista dorsal) houve encurtamento do rostro e um alargamento da região distal do crânio. Portanto, a variação morfológica de tamanho indica que a região palatal (evidenciada pela vista ventral) varia menos do que na região dorsal do crânio. E, ainda, esta variação de forma e tamanho na região do rostro pode influenciar na sensibilidade ao calor. Isto porque o órgão de Jacobson ou vomeronasal, situado no focinho do animal, o ajudam a detectar presas e escolher o melhor local no corpo delas para mordê-las (Turner, 1975; Bernard, 2005). Já o PC2 apresentou direção e intensidade de variação semelhantes tanto na vista dorsal quanto na ventral. Essa variação em diferentes regiões do crânio aqui encontrada não é incomum (Osion & Miller, 1958). A variação da forma da mandíbula de *D. rotundus*, por exemplo, está associada intimamente à função alimentar (dieta) (Monteiro & Nogueira, 2009).

Para lidar com a multidimensionalidade inerente de dados biológicos e ecológicos, numerosos procedimentos estatísticos foram realizados para acessar a similaridade e/ou redundância entre esses conjunto de dados. Após estas metodologias, as variáveis bioclimáticas bio3 (Isotermalismo) e bio6 (Temperatura mínima no mês mais frio) foram as que ofereceram os melhores suportes relativos aos dados e, por isso, foram utilizadas para inferências sobre o padrão ecológico em questão. A variável bio6 corrobora fortemente com a literatura a qual assume que a distribuição da espécie é limitada pelos 10°C mínimos de inverno isotérmico no México e na Argentina e Chile (Lyman & Wimsatt, 1966; McNab, 1973; LaVal, 2004). De maneira semelhante, tem-se a variável bio3, tratando da amplitude média diurna e anual. Logo, tanto bio3 como bio6 estão provavelmente associadas com a baixa capacidade de regulação térmica da espécie. Variáveis representantes da pluviosidade e umidade do ar apresentaram baixa contribuição nos componentes interpretáveis e foram pouco significantes ou ausentes na seleção dos melhores modelos, oferecendo pouquíssima significância sobre o padrão encontrado. Embora ainda acredita-se que a umidade relativa do ar realmente seja uma variável importante para a espécie, porque há uma alta taxa de perda de água no morcego-vampiro por evapotranspiração durante o dia (McFarland & Wimsatt 1969; McNab, 1973). E, inclusive, pode influenciar na escolha do abrigo diurno de *D. rotundus* (Villa-R., 1966; McFarland & Wimsatt, 1969; Trajano, 1981). Tanto que talvez por isso as cavernas sejam os abrigos preferenciais da espécie, uma vez que a umidade é sempre superior a 50% e a temperatura é amena. Morcegos-vampiros dificilmente são encontrados em áreas urbanas, já que a disponibilidade de presas fáceis é rara e construções humanas dificilmente são utilizadas como abrigos para a espécie. Áreas

cujo índice de cobertura vegetal é baixa, como em regiões urbanas, devem então apenas limitar a ocorrência e/ou abundância da espécie nestes locais, uma vez que foi encontrado baixíssima significância de NDVI. Ou seja, a cobertura vegetal pouco influencia a variação morfológica resultante das pressões ambientais.

Ao lidar com o fenômeno da autocorrelação espacial nos resíduos inerente das variáveis ambientais (Stevens, 2013), notou-se que as variáveis de forma e tamanho respondem diferentemente aos efeitos da distância geográfica. Isto porque o tamanho do centroide do crânio foi mais semelhante entre indivíduos de localidades próximas (até 1.000km) e de localidades bem afastadas (mais que 3.000km), do que se esperaria ao acaso. Enquanto que a forma do crânio (PC1, PC2 e PC3) se demonstrou independente da distância geográfica e, portanto, reforçando a retidão do modelo.

O uso da metodologia de Mantel para avaliar a correspondência entre as matrizes se demonstrou eficaz. Um dos motivos para a importância da metodologia foi admitir a não-relação das matrizes de variação de forma e tamanho. O que confirma a importância de se utilizar métodos robustos para obtenção de dados morfológicos de estruturas multidimensionais, como os crânios, separando os dois componentes de variação morfológica. Além disso, o método identificou ausência de significância entre a matriz de forma e ambiental, sugerindo que a variação de forma não acompanha e/ou não está somente relacionada à variação ambiental.

Métodos Filogenéticos de Mínimos Quadrados Generalizados (PGLS) verificaram que o padrão predito pela variação ambiental realmente podia ser demonstrado intraespecificamente entre as populações das diferentes ecorregiões, a partir da variação morfológica. Sendo que o modelo de evolução que melhor ajustou-se a este padrão foi o Ornstein-Uhlenbeck, ou seja, a seleção estabilizadora é a que melhor explica a variação do tamanho e forma de corpo de *D. rotundus*. O mais recente estudo sobre variação morfológica utilizou biometria do crânio para inferências filogeográficas e métodos simples para análises ambientais, comparando-a aos estudos prévios de morfologia geral do corpo e molecular (Martins & Hubbe, 2012).

Na análise de PGLS, ao tratar de *taxa*/populações relacionados, assume-se que os valores estimados para a variação morfológica e ambiental sejam tratados como não-independentes. Portanto, cada valor referido é similar aos valores do táxon/indivíduo mais próximo e mais diferente daquele mais distante (Orme, 2013; Pagel, 1992). Ao se incorporar uma reconstrução filogenética aos dados, aqui se levou em consideração o modo como uma determinada característica avaliada evolui. Modelos que consideram Movimento Browniano (BM) assumem que haja um caráter contínuo, o qual admite qualquer valor no espaço e aumenta a variância no decorrer do tempo evolutivo. Do ponto de vista biológico, pode se representar bem evolução dessa característica, por

modelar a evolução neutra através de deriva genética e/ou seleção direcional com flutuações aleatórias do ambiente em pequenas escalas de tempo (Hansen & Martins, 1996; Diniz-Filho, 2000). No entanto, uma vez que as características sofrem diversas e constantes pressões seletivas, as quais podem apresentar restrições estruturais e de desenvolvimento intrínsecas (Diniz-Filho, 2000), outros modelos evolutivos devem também ser avaliados.

O tamanho do corpo de mamíferos é altamente constante entre as espécies aparentadas, como evidenciado pelas similaridades morfológica de táxons congêneres nos altos níveis hierárquicos e pelo padrão geral de tamanho entre espaço e tempo (Smith *et al.*, 2004; 2010). Além disso, o tamanho do corpo está relacionado com praticamente todos os aspectos da biologia das espécies, como a correlação entre tamanho e os processos ecológicos e fisiológicos (Schmidt-Nielsen, 1984; La Barbera, 1989; Brown *et al.*, 2013). Assim, espécies (e talvez indivíduos) de tamanhos diferentes perceberão o meio de maneiras diferentes, uma vez que suas restrições e adaptações fisiológicas e morfológicas são distintas (Clutton-Brock & Harvey 1983; McNab, 2002; Fairbairn *et al.*, 2007). Logo, seria arriscado assumir que o tamanho do corpo dos morcegos-vampiros evoluiu por um simples processo estocástico de deriva genética, como previsto pelo MB, em grandes escalas de tempo. Além disso, processos de seleção estabilizadora estão normalmente envolvidos na evolução desse caráter até mesmo em escalas menores (Lynch, 1990; Spicer, 1993), sobretudo em função do voo (Cooper & Purvis, 2010). E, portanto, quando estas restrições estão presentes, sugere-se que a evolução seja melhor ajustada a um modelo OU (Felsenstein 1988).

Por outro lado, a robustez do algoritmo utilizado por OU já foi contestada através de simulações que detectaram diferenças significativas nos processos evolutivo que assumem OU, especialmente quando há tamanho amostral grande (Beautilieu *et al.*, 2012), como é o caso deste estudo. Além disso, como OU apresenta um parâmetro a mais que BM, já espera-se que o aumento da complexidade acarrete num aumento da probabilidade de aceite em relação a um modelo mais simples, mesmo que o AIC normalize esse parâmetro adicional. O que de fato foi demonstrado através dos valores de máxima verossimilhança e AIC. Entretanto, estes valores de OU foram muito semelhantes aos valores de BM.

Embora muitas variáveis ambientais e ecológicas levem a heterogeneidade na morfologia do corpo dos animais, a qualidade e quantidade de dieta e a temperatura são tratadas como as mais importantes na indução da plasticidade no crescimento e história de vida (Stillwell & Davidowitz 2010; Price & Hopkins, 2015). O exemplo mais bem conhecido de microevolução é o ocorrido em aves de Galápagos. O tamanho e a abundância do item alimentar (sementes) influenciou a trajetória evolutiva em direção

ao menor ou maior bico e um maior ou menor tamanho do corpo nos tentilhões-de-Darwin (*Geospiza* sp) (Grant & Grant, 1995). A seleção favoreceu um determinado tamanho de bico e tamanho de corpo (mudança fenotípica) nos momentos de mudança climática extrema: o período de estiagem em 1976-1977 e o período de muita chuva causado pelo El Niño em 1983. Na Itália, após a ampliação da iluminação pública, o morcego insetívoro *Pipistrellus kuhlii* foi favorecido em função da maior riqueza e abundância de alimento (insetos) a partir do século XIX, aumentando o tamanho do corpo (Tomassini *et al.*, 2013). Em plantas, uma variação temporal na morfologia já foi descrita pela atual diminuição do tamanho das sementes da palmeira *Euterpe edulis* em resposta ao desaparecimento de dispersores de bico largo, como consequência da extinção local destes (Galetti *et al.*, 2013). Indubitavelmente, o processo de introdução de animais de criação ao longo da Região Neotropical trouxe maior disponibilidade de alimento e pode ter atuado como uma pressão seletiva modificando a morfologia do corpo de *D. rotundus*. Antes do século XVI, os animais silvestres e os humanos nativos eram as fontes de alimento dos morcegos hematófagos na região neotropical (Greenhall 1965, 1988; Villa-R.1966). Entretanto, após meados de 1500, a colonização europeia introduziu os animais domésticos e de criação, possibilitando um aumento populacional progressivo destes morcegos, principalmente no caso de *D. rotundus* (Crespo *et al.*, 1961; Greenhall, 1988; Altringham, 1996). Isto porque estes animais introduzidos tornaram-se presas potenciais fáceis, por serem abundantes e acessíveis (Crespo *et al.*, 1961; Greenhall; 1965; Turner, 1975).

Considerando o contexto atual de variação ambiental e ecológica, tem-se as mudanças ambientais que muitas vezes evocam respostas evolutivas na natureza, talvez sendo ligeiramente acelerada pelas recente ação antrópica, como o aquecimento global. Mudanças climáticas tem grandes impactos aos limites de distribuição dos endotérmicos (Humphries *et al.*, 2002). Como causa, não só por uma provável expansão dos limites sul e principalmente norte, uma vez que a temperatura mínima nestes locais irá aumentar (Mistry & Moreno-Valdez, 2008), mas também por uma possível variação morfológica na espécie.



## CONCLUSÃO

Estudos macroecológicos consistem na análise de variáveis ecológicas de caracteres complexos, como o tamanho do corpo, abrangendo macroescalas e visando explicar a correlação entre a variação a partir de processos ecológicos em diferentes escalas espaciais e até temporais. Sendo que investigar a variação fenotípica numa escala mais microevolutiva é um início para compreender a adaptação aos processos seletivos específicos e a ação da seleção natural durante a especiação. E para que isso seja possível, estes estudos devem incluir ferramentas robustas para extração dessa variação morfológica e para análises espaciais, ambas quali e quantitativamente. Assim, o presente estudo foi o único a identificar e avaliar com métodos eficazes a variação na forma e tamanho do crânio de *D. rotundus*, inferindo modelos de evolução que melhor explicasse esta variação

Comparar as características morfológicas intraespecíficas pode permitir profunda compreensão sobre de processos evolutivos. Mas para que isto seja possível, é necessário que as análises levem em conta o grau de relacionamento entre os indivíduos ou espécies, além de considerarem uma possível autocorrelação filogenética. Até mesmo pouco se sabe sobre a variação morfológica nas outras espécies de morcegos-vampiros, *Diphylla ecaudata* e *Diaemus youngi*. Inclusive, com a inserção das outras espécies de morcegos-vampiros em estudos futuros pode ser possível saber se o grupo todo apresenta variações semelhantes e se tiveram estratégias semelhantes. Possíveis semelhanças entre os crânios das espécies ao longo do continente podem refletir uma convergência evolutiva das respostas às pressões ambientais semelhantes.

Contudo, as mudanças ambientais muitas vezes acarretam em respostas evolutivas na natureza. Além disso, o atual desmatamento de áreas florestais para aumento das áreas de pecuária pode acelerar estas respostas evolutivas, em virtude da abundância de alimento.

## REFERÊNCIAS

- Acha, P.N. & Malaga-Alba, M. 1988. Economic losses due to *Desmodus rotundus*. In: *Natural history of vampire bats* (A.M Greenhall & U. Schmidt, eds.). Pp. 207-214. CRC Press, FL.
- Adams, D.C.; Rohlf, F.J. & Slice, D.E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the "revolution". *Hystrix: Ital. J. of Zool.* **71**: 5-16.
- Adams, D.C.; Rohlf, F.J. & Slice, D.E. 2013. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix: Ital. J. of Zool.* (online first).
- Adams, R.A. & Pedersen, S.C. 2000. *Ontogeny, Functional Ecology and Evolution of Bats*. Cambridge University Press, Cambridge, MA, 408p.
- Altenbach, J.S. 1979. *Locomotor morphology of vampire bat, Desmodus rotundus*. Special Publication 6, The American Society of Mammalogists, Pennsylvania.
- Altringham J.D. 1996. *Bats: Biology and behavior*. Oxford University Press, New York. 272p.
- Arita, H. 1993. Rarity in Neotropical bats: correlations with phylogeny, diet, and body mass. *Ecol. Appl.* **3**: 506-517.
- Batalha-Filho, H.; Cabanne, G.S.; Miyaki, C.Y. 2012. Phylogeography of an Atlantic Forest passerine reveals demographic stability through the last glacial maximum. *Mol. Phylogenet. Evol.* **65**: 892-902.
- Batalha-Filho, H.; Pessoa, R. O.; Fabre, P-H.; Fjeldsa, J. Irestedt, M.; Ericaso, P.G.P.; Silveira, L.F. & Miyaki, C.Y. 2014. Phylogeny and historical biogeography of gnateaters (Passeriformes, Conopophagidae) in the South America forests. *Molec. Phylog. Evol.* **79**: 422-432.
- Bernal, V.; Perez, S.I.; Gonzalez, P.N. & Diniz-Filho, J.A.F. 2010. Ecological and evolutionary factors in dental morphological diversification among modern human populations from southern South America. *Proc. R. Soc. B.* **277**: 1107-1112.
- Bernard, E. 2005. Morcegos vampiros: sangue, raiva e preconceito. *Ciência Hoje.* **36**: 44-49.
- Beautilieu, J.M.;Jhweng, D-C.; Boettiger, C & O'Meara, B.C. 2012. Modeling stabilizing selection: expanding the Ornstein-Uhlenbeck model of adaptive evolution. *Evolution.* **66**: 2369-2383.
- Bivand, R.; Lewin-Koh, N.; Pebesma, E.; Archer, E.; Baddeley, A.; Bibiko, H-J.; Brey, S.; Callahan, J.; Carrillo, G.; Dray, S.; Forrest, D.; Friendly, M.; Giraudoux, P.; Golicher, D.; Rubio, V.G. & Hausmann, P. 2015. *Maptools: tools for reading and handling spatial objects*.
- Bogdanowicz, W.; Hulva, P.; Bolfíková, B.C.; Bús, M.M.; Rychlicka, E.; Sztencel-Jablonka, A.; Cistrone, L.; Russo, D. 2015. Cryptic diversity of Italia bats and the role of the Apennine refugium in the phylogeography of the western Palaearctic. *Zool. J. Linn. Soc.* n/a-n/a.
- Bogdanowicz, W. & Owen, R.D. 1996. *Landmark-based size and shape analysis in systematics of the Plecotine bats*. In: *Advances in morphometrics*. (Marcus *et.al.*, eds.). Pp.489-501. Plenum Press, New York.
- Bogin, B. & Rios, L. 2003. Rapid morphological change in living humans: implications for modern human origins. *Comp. Biochem. Physiol. Part A.* **136**: 71-84.
- Bookstein, F.L. 1989a. Size and shape: a comment on semantics. *Syst. Zool.* **38**: 173-180.

- Bookstein, F.L. 1989b. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*. **11**: 567-585.
- Bookstein, F.L. 1977. The study of shape transformation after D'Arcy Thompson. *Math. Biosci.* **34**: 177-219.
- Bookstein, F.L.; Chernoff, B.; Elder, R.L.; Humphries, J.M.; Smith, G.R. & Strauss, R.E. 1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology: the geometry of size and shape change, with examples from fishes*. Philadelphia: Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Publication 15. 277p.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. New York: Cambridge University Press.
- Brown, J.H. & Maurer, B.A. 1989. Body size, ecological dominance, and Cope's rule. *Nature*. **324**: 248-250.
- Brown, J.H.; Kodric-Brown, A.; Sibly, R.M. 2013. *On body size and life history of mammals*. In: Animal body size: linking pattern and process across space, time, and taxonomic group. (Smith & Lyons, eds.). Pp. 206-234. The University of Chicago Press.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2003. *Model selection and multimodel inference – A practical information-theoretic approach*, 2<sup>a</sup> ed. Fort Collins, Springer, 488p.
- Cardini, A. & Loy, A. 2013. On growth and form in the “computer era”: from geometric to biological morphometrics. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. (online first).
- Carnaval, A.C.Q.; Hickerson, M.J.; Haddad, C.F.B.; Rodrigues, M.T. & Moritz, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. *Science*. **323**: 785-789.
- Carroll, S.P.; Hendry, A.P.; Reznick, D.N.; Fox, C.W. 2007. Evolution on ecological time-scales. *Func. Ecol.* **21**: 387-393.
- Cheverud, J.M. 1982. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*. **36**: 499-516.
- Clutton-Brock, T.H. & Harvey, P.H. 1983. *The functional significance of variation in body size among mammals*. In: Advances in the study of mammalian behavior (Eisenberg, F. & Kleiman, D.G., eds.). Pp. 632-663. Special publication of the American Society of Mammalogists, n°7.
- Crespo, R. F.; Linhart, S. B.; Burns, R. J.; Mitchell, G. C. 1972. Foraging behavior of the common Vampire bat related to moonlight. *J. Mammal.* **53**: 366-368.
- Crespo, J.A.; Vanella, J.M.; Blood, B.J. & de Carlo, J.M. 1961 Observaciones ecológicas del vampiro *Desmodus r. rotundus* (E. Geoffroy) en el norte de Córdoba. *Rev. del Mus. Arg. Cienc. Nat. Ecología*. **6**: 131-160.
- Constantine, D.G. 1970. Bats in relation to the health, welfare, and economy of man. In: *Biology of bats* (Wimsatt, W. A., ed.). Pp. 320-468. Academic Press, New York.
- Dale, M.R.T. & Fortin, M-J. 2002. Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology. *Écoscience*. **9**: 162-167.
- Diniz-Filho, J.A.F. Métodos filogenéticos comparativos. Ribeirão Preto, Holos. 162p.
- Dryden, L. & Mardia, K. V. 1998. *Statistical shape analysis*. New York: Wiley, 347p.
- Epperson, B.K. 2005. Estimating dispersal from short distance spatial autocorrelation. *Heredity*. **95**: 7-16.
- Erickson, J.L. & West, S.D. 2002. The influence of regional climate and nightly weather conditions on activity patterns of insectivorous bats. *Acta Chiropterol.* **4**: 17-24.

- ESRI, 2011. ArcGIS Desktop: 9.3. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute
- Evin, A.; Baylac, M.; Ruedi, M.; Mucedda, M. & Pons, J-M. 2008. Taxonomy, skull diversity and evolution in a species complex of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae): a geometric morphometric appraisal. *Biol. J. of the Linnean Soc.* **95**: 529-538.
- Fairbairn, D.J.; Blackenhorn, W.U. & Székely T. 2007. Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press, Oxford.
- Frankino, W.A.; Zwaan, B.J.; Stern, D.L. & Brakefield, P.M. 2005. Natural selection and developmental constraints in the evolution of allometries. *Science*. **307**: 718–720.
- Fernandez, A.; Tablante, A.; Bartoli, F.; Bequin, S. & Aptiz-Castro R. 1998. Expression of biological activity of draculin, the anticoagulant factor from vampire bat saliva is strictly dependent on the appropriate glycosylation of the native molecule. *Biochem. Biophys. Acta*. **1425**: 291-299.
- Flemming, T.H.; Hooper, E.T. & Wilson, Don E. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology*. **53**: 555-569.
- Galetti, M.; R. Guevara, M. C. Côrtes, R. Fadini, S. Von Matter, A. B. Leite, F. Labacca, T. Ribeiro, C. S. Carvalho, R. G. Collevatti, M. M. Pires, P. R. Guimarães Jr., P. H. Brancalion, M. C. Ribeiro, & P. Jordano. 2013. Functional Extinction of Birds Drives Rapid Evolutionary Changes in Seed Size. *Science*. **340**:1086-1090.
- Garland Jr, T.; Harvey, P.H. & Ives, A.R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Syst. Biol.* **41**:18-32.
- Garland Jr, T.; Bennett, A.F. & Rezende, L. 2005. Phylogenetic approaches in comparative physiology. *J. Exp. Biol.* **208**: 3015-3035.
- Grant, P.R. & Grant, B. R.1995. Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution*. **49**: 241-251.
- Greenhall, A. M.; Joermann, G.; Schmidt, U. 1983. *Desmodus rotundus*, Vampire Bat. *Mamm. Species*. **202**: 1-6.
- Greenhall, A. M.; Schmidt, U.; Joermann, G. 1984. *Diphylla ecaudata*, Vampire Bat. *Mamm. Species*. **227**: 1-3.
- Greenhall, A.M. & Schmidt, U. 1988. Feeding behavior. In: *Natural history of vampire bats* (Greenhall, A. M. & U. Schmidt., eds.). Pp. 111-131. CRC Press, FL.
- Hair, J.H.Jr; Anderson, R.E.; Tatham, R.L. & Black, W.C. 2005. Análise Multivariada de Dados. 5ed. Bookman, Porto Alegre, Brazil.
- Hammer Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001 PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontol. Electron.* **4**:9.
- Harmon, L.; Weir, J.; Brock, C.; Glor, R.; Challenger, W.; Hunt, G.; FitzJohn, R.; Pennell, M.; Slater, G.; Brown, J.; Uyeda, J. & Eastman, J. 2015. *Geiger: Analysis of evolutionary diversification*. Version 2.0.3.
- Hendrikse, J.L.; Parsons, T.E. & Hallgrímsson B. 2007. Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology. *Evol. Dev.* **9**: 393-401.
- Hendry, A.P. & Kinnison, M.T. 1999. Perspective: the pace of modern life: measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution*. **53**: 1637-1653.
- Haining, R.P. 2009. Spatial autocorrelation and the quantitative revolution. *Geograp. Analysis*. **41**: 364-374.

- Hairston, N.G.; Ellner, S.P.; Geber, M.A.; Yoshida, T.; Fox, J.A. 2005. Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. *Ecol. Lett.* **8**: 1114-1170.
- Hansen, T. F. & Martins, E.P. 1996. Translating between microevolutionary process and macroevolutionary patterns: the correlation structure of interspecific data. *Evolution*. **50**: 1404-1417.
- Hanken, J. & Hall, B.K. 1993. *The skull: functional and evolutionary mechanisms*. Vol.3. Chicago: University of Chicago Press, 466p.
- Huey, R.B.; Gilchrist, G.W.; Carlson, M.L.; Berrigan, D. & Serra, L. 2000. Rapid evolution of a geographic cline in sex in an introduced fly. *Science*. **287**: 308-309.
- Humphries, M.M.; Thomas, D.W.; Speakman, J.R. 2002. Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature*. **418**: 313-316.
- Issac, N.J.B.; Jones, K.E.; Gittleman, J.L. & Purvis, A. 2005. Correlates of species richness in mammals: body size, life history, and ecology. *The Am. Nat.* **165**: 600-607.
- Jackson, R.B. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristic approaches. *Ecology*. **74**: 2204-2214.
- Jones K.E. & Purvis, A. 2005. An optimum body size for mammals? Comparative evidence from bats. *Funct. Ecol.* **11**: 751-756.
- Kendall, D.G. 1977. The diffusion of shape. *Adv. Appl. Prob.* **9**: 428-430.
- Kendall, D.G. 1984. Shape-manifolds, Procrustean metrics and complex projective spaces. *Bull. Lond. Math. Soc.* **16**: 81-121.
- Kinnison, M.T.; Hendry, A.P.; Stockwell, C.S. 2007. Contemporary evolution meets conservation biology II: impediments to integration and application. *Ecol. Research*. (online first).
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*. **11**: 353-357.
- Klingenberg, C.P. 2013. Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. (online first).
- Koopman, K.F. 1988. *Systematics and distribution*. In: Natural History of Vampire Bats. (A. M. Greenhall & U. Schmidt, eds.). Pp. 7-17 CRC Press, Boca Ratón.
- Kunz, T.H. & Fenton, M.B. 2003. *Bat ecology*. The University of Chicago Press, Chicago, IL. 779p.
- Kunz, T.H., & Parsons, S. 2009. *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*, Second Edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. 920p.
- Kwon, M., & Gardner, A.L. 2007. *Subfamily Desmodontinae* J. A. Wagner, 1840. In: Mammals of South America. Vol. 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. (A. L. Gardner, ed.). Pp.218-224. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- La Barbera, M. 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **20**: 97-117.
- Lande, R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution*. **33**: 402-416.
- Lawing, A.M. & Polly, P.D. 2010. Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. *J. Zool.* **280**: 1-7.
- LaVal, R.K. 1970. Banding returns and activity periods of some Costa Rican bats. *SouthWest. Nat.* **15**: 1-10.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*. **74**: 1659-1673.

- Legendre e Legendre 1998. *Structure spatio-temporelle des variables en océanographie: problèmes d'analyse numérique et méthodes d'analyse spatiale*. In: Biométrie et océanographie (S. Frontier, ed). Actes Coolq. Biom. Oceanogr. Soc. Fr. Biom.
- Legendre, P. & Fortin, M-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*. **80**:107-138.
- Legendre, L. & Legendre, P. 1983. *Numerical Ecology*. Elsevier, New York.
- Lyman, C.P. & Wimsatt, W.A. 1966. Temperature regulation in the vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Physiol. Zool.* **39**: 101-109.
- Lynch, M. 1990. The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of neutral expectation. *Am. Nat.* **136**: 727-741.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2008. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.5 <http://mesquiteproject.org>
- Manly, B.F.J. 1994. *Multivariate Statistical Methods: a primer*. 2<sup>nd</sup> ed. Chapman and Hall, London. 208p.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*. **27**: 209-220.
- Marcus, L. F.; Hingst-Zaher, E. & Zaher, H. 2000. Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals. *Hystrix: Ital. J. Mammal.* **11**: 27-47.
- Martins, E.P. 1994. Estimating the rate of phenotypic evolution from comparative data. *Am. Nat.* **144**: 193-209.
- Martins, E.P. 1996. Phylogenies, spatial autocorrelation and the comparative method: a computer simulation test. *Evolution*. **50**: 175-1765.
- Martins, E.P. & Hansen, T.F. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *Am. Nat.* **149**: 646-667 [Erratum in *Am. Nat.* **153**: 448]
- Martins, F.M. & Hubbe, M. 2012. Craniometric diversity of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in Central and South America. *J. Mammal.* **93**: 579-588.
- Martins, F.M.; Ditchfield, A.D.; Meyer, D. & Morgante, J.S. 2007. Mitochondrial DNA phylogeography reveals marked population structure in the common vampire bat, *Desmodus rotundus* (Phyllostomidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **45**: 372-378.
- Martins, F.M.; Templeton, A.R.; Pavan, A.C.O.; Kohlbach, B.C. & Morgante, J.S. 2009. Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. *BMC Evol. Biol.* **9**: 294
- McFarland, W. N.; Wimsatt, W. A. 1969. Renal function and its relation to the ecology of the Vampire Bat, *Desmodus rotundus*. *Comp. Biochem. Physiol.* **28**: 985-1006.
- McNab, B.K. 1973. Energetics and the distribution of vampires. *J. Mammal.* **54**: 131-144.
- McNab, B.K. 2002. Minimizing energy expenditure facilitates vertebrate persistence on oceanic islands. *Ecol. Lett.* **5**: 693-704.
- McFarland, W.N. & Wimsatt, W.A. 1969. Renal function and its relation to the ecology of the Vampire Bat, *Desmodus rotundus*. *Comp. Biochem. Physiol.* **28**: 985-1006.
- Miguel Pinto, L.C. 2009. Genetic diversity of the common vampire bat *D. rotundus* in Ecuador: testing cross-andean gene flow. 60p. Dissertation (Master of Ciencias, Biología) – Texas Tech University, TX.
- Mistry, S. & Moreno-Valdez, A. 2008. Climate change and bats: vampire bats offer clues to the future. *Bats*. **26**: 8-11.

- Monteiro, L.R. & Reis, S.F. 1999. *Princípios de morfometria geométrica*. Holos Editora, Ribeirão Preto. 189p.
- Monteiro, L. R. & Nogueira, M.R. Evolutionary patterns and process in the radiation of phyllostomid bats. *Func. Ecol.* **23**: 715-723.
- Neff, N. & Marcus, L.F. 1980. A survey of multivariate methods for systematics. New York. 234p.
- Olson, E.C.; & Miller, R. *Morphological integration*. Chicago, The University of Chicago Press. 379p.
- Olson, D.M.; Dinerstein, E.; Wikramanayake, E.D.; Burgess, N.D.; Powell, G.V.N.; Underwood, E.C.; D'Amico, J.A.; Itoua, I.; Strand, H.E.; Morrison, J.C.; Loucks, C.J.; Allnutt, T.F.; Ricketts, T.H.; Kura, Y.; Lamoreux, J.F.; Wettengel, W.W.; Hedao, P.; Kassem, K.R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience*. **51**: 933-938. <https://www.worldwildlife.org/biomes>
- Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P, Minchin, P.R.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H. & Wagner, H. 2015. *Vegan. Community Ecology Package*. Version 2.0-10.
- Orme, D. 2013. *The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R*.
- Pagel, M.D., May, R.M. & Collie, and A.R. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *The Am. Nat.* **137**: 791-815.
- Pagel, M. 1992. A method for the analysis of comparative data. *J. Theor. Biol.* **156**: 431-442.
- Paradis, E.; Blomberg, S.; Bolker, B.; Claude, J. Sien, H.; Cuong, H.S.; Desper, R.; Didier, G. Durand, B.; Dutheil, J. Gascuel, J.; Heibl, C.; Lawson, D.; Lefort, V.; Legendre, P.; Lemon, J.; McCloskey, R.; Nylander, J.; Opgen-Rhei, R.; Popescu, A-A.; Royer-Carenzi, M.; Schliep, K. Strimmer, K. & Viene, D. 2015 *Ape: analyses of phylogenetics and evolution*. Version 3.2.
- Park, K.J.; Jones, G. & Ransome, R.D. 2000. Torpor, arousal and activity of hibernating greater horseshoe bats *Rhinolophus ferrumequinum*. *Funct. Ecol.* **14**: 580-588.
- Patterson, B.D., Pacheco, V. & Solari, S. 1996. Distributions of bats along a elevational gradients in the Andes of southeast of Peru. *J. Zool. Lond.* **240**: 637-658.
- Pedasma, E.; Bivand, R.; Rowlingson, B.; Gomez-Rubio, V.; Hijmans, R.; Sumner, M. MacQueen, D. & O'Brien, J. 2015. *Sp: classes and methods for spatial data*. Version 1.1-10.
- Perez, S.I.; Lema, V.; Diniz-Filho, J.A.F.; Bernal, V.; Gonzalez, P.N.; Gobbo, D. & Pucciarelli, H.M. 2011. The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: an approach based on spatial regression and divergence rate tests. *J. Biogeog.* **38**: 148-163.
- Pessoa L.M. & Dos Reis, S.F. 1991. Cranial intraespecific differentiation in *Proechimys iheringi* Thomas (Rodentia: Echimyidae). *Mammal. Biol.* **56**: 34-40.
- Pinheiro, J.; Bates, D.; DebRoy, S.; Sarkar, D. & R Core Team. 2015. *Nme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. Version 3.1-120.
- Price, S.A. & Hopkins, S.B. The macroevolutionary relationship between diet and body mass across mammals. *Biol. J. Linn. Soc.* **115**: 173-184.
- R Development Core Team. 2008. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>

- Rangel, T.F.; Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*. **33**: 46-50.
- Rohlf, F.J. 2013. *TpsDig2 versão 1.40*. New York: State University of New York at Stony Brook, Department of Ecology and Evolution.
- Rohlf, F.J. 2013. *TpsReIW versão 1.53*. New York: State University of New York at Stony Brook, Department of Ecology and Evolution.
- Rohlf, F.J. 2013. *TpsSmall versão 1.29*. New York: State University of New York at Stony Brook, Department of Ecology and Evolution.
- Rohlf, F.J. 2013. *TpsUtil versão 1.58*. New York: State University of New York at Stony Brook, Department of Ecology and Evolution.
- Rohlf, F.J. & Marcus, L.F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trend. Ecol. Evol.* **8**: 129-132.
- Schmidt-Nilsen, K. 1984. *Why is animal size so important?* Cambridge University Press. 241p.
- Shingleton, A.W.; Frankino, W.A.; Flatt, T.; Nijhout, H.F. & Emlen, D.J. 2007. Size and shape: the developmental regulation of static allometry in insects. *BioEssays*. **29**: 536-548.
- Siegel, A.F. & Benson, R.H. 1982. A robust comparison of biological shapes. *Biometrics*. **38**: 341-350.
- Simmons, N.B. & Conway, T. 2003. *Evolution of ecological diversity in bats*. In: Bat Ecology (Kunz, T., & M. B. Fenton, eds.). Pp. 493- 535. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Simpson, G.G. 1944. Tempo and mode in evolution. The Columbia classic in evolution, New York. 237p.
- Slice, D.E. 2007. Geometric Morphometrics. *An. Rev. Anthropol.* **36**: 261-281.
- Smith, F.A.; Brown, J.H.; Haskell, J.P.; Lyons, S.K.; Alroy, J.; Charnov, E.L.; Dayan, T.; Enquist, E.J.; Ernest, S.K.M.; Hadly, E.A. Jones, K.E.; Kaufman, D.M.; Marquet, P.A.; Maurer, B.A.; Niklas, K.J.; Porter, W.P.; Tiffney, B. & Willig, M.R. 2004. Similarity of Mammalian body size across the taxonomic hierarchy and across space and time. *Am. Nat.* **163**: 672-691.
- Smith, F.A.; Boyer, A.G.; Brown, J.H.; Costa, D.P.; Dayan, T.; Ernest, S.K.M.; Evans, A.R.; Fortelius, M.; Gittleman, J.L.; Hamilton, M.J.; Harding, L.E.; Lintulaakso, K.; Lyons, S.K.; McCain, C.; Okie, J.G.; Saarinen, J.J.; Sibly, R.M.; Stephens, P.R.; Theodor, J. & Uhen, M.D. 2010. The evolution of maximum body size of terrestrial mammals. *Science*. **330**: 1216-1219.
- Spicer, G.S. 1993. Morphological evolution of the *Drosophila virilis* species group as assessed by rate tests for natural selection on quantitative characters. *Evolution*. **47**: 1240-1254.
- Stevens, R.D.; Willig, M.R. & Strauss, R.E. 2006. Latitudinal gradients in the phenetic diversity of New World bat communities. *Oikos*. **112**: 41-50.
- Stevens, R.D. 2013. Gradients of bat diversity in Atlantic Forest of South America: environmental seanaity, sampling effort and spatial autocorrelation. *Biotropica*. **45**: 764-770.
- Stillwell, R.C. & Davidowitz, 2010. Sex differences in phenotypic plasticity of a mechanism that controls body size: implication for sexual size dimorphism. *Proc. R. Soc. Lond. B*. **277**: 3819-3826.
- Stockwell, C.A.; Hendry, A.P. & Kinnison, M.T. 2003. Contemporary evolution meets conservation biology. *Trend. Ecol. Evol.* **18**: 94-101.



- Storz, J.F.; Bhat, H.R. & Kunz, T. H. 2001. Genetic consequences of polygyny and social structure in an indian Fruit bat, *Cynopterus sphinx*. I. Inbreeding, outbreeding, and Population subdivision. *Evolution*. **55**: 1215-1223.
- Sztencel-Jablonka, A.; G. Jones; W. Bogdanowicz. 2009. Skull morphology of two cryptic bat species: *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus* - a 3D geometric morphometrics approach with landmark reconstruction. *Acta Chiropt.* **11**: 113-126.
- Tabachnick, B.G. & Fidell, L.D. 2001. *Using Multivariate statistics*. 5ª edição. Michigan: Allyn ad Bacon, 966p.
- Tomassini, A.; Colangelo, P.; Agnelli, P.; Jones, G. & Russo, D. 2013. Cranial size has increased over 133 years in a common bat, *Pipistrullus kuhlii*: a response to changing climate or urbanization? *J. Biogeog.* **41**: 944-953.
- Trajano, E. 1981. *Padrões de distribuição e movimentos de morcegos cavernícolas no Vale do Rio Ribeira de Iguape*, São Paulo. Dissertation (Master of Zoology) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade de Sao Paulo, Sao Paulo, Brazil.
- Turner, D.C. 1975. *The Vampire Bat: a field study in behavior and ecology*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. 145p.
- Tuttle, M.D. 1988. Introduction to the Natural History of Vampire Bats. In: Natural history of vampire bats (Greenhall, A. M. & U. Schmidt, eds.). Pp. 1-6. CRC Press, Florida.
- Uieda, W. 1987. *Morcegos hematófagos e a raiva dos herbívoros no Brasil*. Pp. 13-29. in: Anais do Seminário de Ciências da Faculdades Integradas de Uberaba (FIUBE).
- Villa-R., B. 1966. *Los murciélagos de Mexico*. Instituto de Biologia, Universidad Nacional de Mexico, Mexico.
- Viscosi, V. & Cardini, A. 2001. Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: a simplified protocol for beginners. *PLOS one*. **6**: 1-20.
- Wilkinson, G.S. 1985. The social organization of the common vampire bat. II. Mating system, genetic structure, and relatedness. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **17**: 123-134.
- Wilkinson, G.S. 1990. Food sharing in vampire bats. *Scientif. Am.* **262**: 64-70.
- Willig M.R.; Lyons, S.K. & Stevens, R.D. 2009. *Spatial methods for the macroecological study of bats*. In: Ecological and Behavioral methods for the study of bats. (Kunz & Parsons, eds.). 2ª edição. Pp. 216-245. The Johns Hopkins University Press.
- Willis, EO. 1992. Zoogeographical origins of eastern Brazilian birds. *Ornit. Neotrop.* **3**: 1-15.
- Wimsatt, W.A. & Guerriere, A. 1962. Observations on the feeding capacities and excretory functions of captive vampire bats. *J. Mammal.* **43**: 17-27.
- Zelditch, M.L.; Swiderski, D. L.; Sheets, H. D. & Fink, W. L. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: a Primer*. London: Elsevier Academic Press. 443p.

## ANEXOS

### Camadas ambientais e climáticas do WorldClim

([www.worldclim.org/bioclim](http://www.worldclim.org/bioclim))

As variáveis do BIOCLIM são derivadas de temperaturas mensais e de valores de precipitação, as quais representam regimes anuais, sazonalidade e fatores ambientais extremos ou limitantes.

- BIO1** = Temperatura anual média
- BIO2** = Amplitude média diurna (Média mensal (temp. máxima – temp. mínima))
- BIO3** = Isotermalismo ( $P2/P7$ )(\*100)
- BIO4** = Sazonalidade da temperatura (desvio padrão \* 100)
- BIO5** = Temperatura máxima do mês mais quente
- BIO6** = Temperatura mínima no mês mais frio
- BIO7** = Amplitude da temperatura anual ( $P5-P6$ )
- BIO8** = Temperatura média do quartil mais úmido
- BIO9** = Temperatura média do quartil mais seco
- BIO10** = Temperatura média do quartil mais quente
- BIO11** = Temperatura média do quartil mais frio
- BIO12** = Precipitação pluviométrica anual
- BIO13** = Precipitação pluviométrica do mês mais úmido
- BIO14** = Precipitação pluviométrica do mês mais seco
- BIO15** = Sazonalidade da precipitação pluviométrica (coeficiente de variação)
- BIO16** = Precipitação média do quartil mais úmido
- BIO17** = Precipitação média do quartil mais seco
- BIO18** = Precipitação média do quartil mais quente
- BIO19** = Precipitação média do quartil mais frio

### Camada de cobertura vegetal disponível do NASA's Earth Observing System

(<http://edit.csic.es/Soil-Vegetation-LandCover.html>)

**NDVI** = Índice da Vegetação da Diferença Normalizada é um indicador numérico que varia entre -1 e +1, baseado na assinatura espectral das plantas. Portanto, o valor 0 refere-se à vegetação sem folha (submetida a condição de estresse hídrico por deficit de água no solo), como em regiões desérticas e geleiras. Já o valor 1 referente à vegetação com folhas (sem restrições hídricas e na plenitude de suas funções metabólicas e fisiológicas), como em regiões florestais e campos. É a média dos valores dos 12 meses ao longo de um período de 18 anos desde 1982 a 2000.

### Camada da evapotranspiração disponível no Atlas of Biosphere

(<http://www.sage.wisc.edu/atlas/maps.php?catnum=3&type=Ecosystems>)

**AET** = evapotranspiração é o montante de água removida na atmosfera através de processos de transpiração e evaporação. (Willmott & Matsuura Kenji, 2001).

## EPÍLOGO

Estudos macroecológicos de características complexas, como o tamanho do corpo, envolvem uma série de variáveis ecológicas e análises igualmente complexas para lidar com a multidimensionalidade inerente de dados biológicos e ecológicos. Comparar características morfológicas intraespecíficas pode permitir profunda compreensão sobre processos ecológicos e evolutivos. Mas para esta inferência evolutiva seja possível, é necessário levar em consideração o grau de relacionamento entre os *taxa*, além de considerar uma possível autocorrelação filogenética e espacial.

Destacamos também a importância do uso de métodos robustos para obtenção de estruturas complexas, como crânios, afim de avaliar com mais complexidade as variações morfológicas. A partir da morfometria geométrica, as variáveis (marcos anatômicos) morfométricas são altamente correlacionadas entre si, uma vez que estas variáveis compõem um organismo que cresce por inteiro. Logo, esses métodos de morfometria, associados à inferências ambientais, são capazes de nos informar sobre as respostas fenotípicas às pressões ambientais.

Aqui nós encontramos a temperatura como sendo a principal variável preditora da variação morfológica de morcegos da Família Desmodontinae (*Desmodus rotundus*, *Diphylla ecaudata* e *Diaemus youngi*), corroborando fortemente com a literatura a qual assume a importância da temperatura mínima para a distribuição geográfica da espécie. Para o tamanho do antebraço, bio4 (Sazonalidade de Temperatura) teve influência na predição para as três espécies. Enquanto que bio3 (Isotermalismo) e bio6 (Temperatura mínima no mês mais frio) influenciaram o tamanho do crânio de *D. rotundus*. Para esta espécie, inclusive, inferências a cerca do efeito direto do ambiente na morfologia do crânio demonstraram que o modelo que melhor se ajustou ao padrão encontrado foi aquele que assume a seleção estabilizadora (Ornstein-Uhlenbeck). Ou seja, a variação morfológica em *D. rotundus* não é resultante de um simples processo estocástico de deriva genética (proposto pelo Movimento Browniano).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abouheif, E., and D. J. Fairbairn. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *Am. Nat.* 149:340-362.
- Acha, P. N. and M. Malaga-Alba. 1988. Economic losses due to *Desmodus rotundus*. Pp. 207-214 in: A.M Greenhall and U. Schmidt, eds. *Natural history of vampire bats*. CRC Press, FL.
- Adams, D. C., J. O. Church. 2007. Amphibians do not follow Bergmann's Rule. *Evolution* 62:413-420.
- Adams, D.C.; Rohlf, F.J. & Slice, D.E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the "revolution". *Hystrix: Ital. J. of Zool.* 71: 5-16.
- Adams, D.C.; Rohlf, F.J. & Slice, D.E. 2013. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix: Ital. J. of Zool.* (online first).
- Adams, R.A. & Pedersen, S.C. 2000. *Ontogeny, Functional Ecology and Evolution of Bats*. Cambridge University Press, Cambridge, MA, 408p.
- Altenbach, J.S. 1979. Locomotor morphology of vampire bat, *Desmodus rotundus*. Special Publication 6, The American Society of Mammalogists, Pennsylvania.
- Altringham J.D. 1996. *Bats: Biology and behavior*. Oxford University Press, New York. 272p.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Arita, H. 1993. Rarity in Neotropical bats: correlations with phylogeny, diet, and body mass. *Ecol. Appl.* 3:506-517.
- Ashton, K. G. 2002. Patterns of within-species body size variation of birds: Strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecol. Biogeogr.* 11:505-523.
- Ashton, K. G. M. C. Tracy, A. & De Queiroz. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *The Am. Nat.* 156: 390-415.
- Ashton, K.G. & C. R. Feldmann. 2003. Bergman's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57:1151-1163.
- Astúa, D. 2010. Cranial sexual dimorphism in New World marsupials and the test of Rensch's rule in Didelphidae. *J. Mammal.* 91:1011-1024.
- Badyaev, A. 2002. Growing apart: an ontogenic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends Ecol. Evol.* 17:369-378.
- Batalha-Filho, H.; Cabanne, G.S.; Miyaki, C.Y. 2012. Phylogeography of an Atlantic Forest passerine reveals demographic stability through the last glacial maximum. *Mol. Phylogenet. Evol.* 65: 892-902.
- Batalha-Filho, H.; Pessoa, R. O.; Fabre, P-H.; Fjeldsa, J. Irestedt, M.; Ericaso, P.G.P.; Silveira, L.F. & Miyaki, C.Y. 2014. Phylogeny and historical biogeography of gnateaters (Passeriformes, Conopophagidae) in the South America forests. *Molec. Phylog. Evol.* 79: 422-432.
- Beautilieu, J.M.; Jhweng, D-C.; Boettiger, C & O'Meara, B.C. 2012. Modeling stabilizing selection: expanding the Ornstein-Uhlenbeck model of adaptive evolution. *Evolution*. 66: 2369-2383.
- Belk, M. C. & D. D. Houston. 2002. Bergmann's rule in ectotherms: A test using freshwater fishes. *The Am. Nat.* 160:803-808.
- Bernal, V.; Perez, S.I.; Gonzalez, P.N. & Diniz-Filho, J.A.F. 2010. Ecological and evolutionary factors in dental morphological diversification among modern human populations from southern South America. *Proc. R. Soc. B.* 277: 1107-1112.

- Bernard, E. 2005. Morcegos vampiros: sangue, raiva e preconceito. *Ciência Hoje*. 36: 44-49.
- Berry, J. F. & R. Shine. 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (order Testudines). *Oecologia* 44:185–191.
- Bivand, R.; Lewin-Koh, N.; Pebesma, E.; Archer, E.; Baddeley, A.; Bibiko, H-J.; Brey, S.; Callahan, J.; Carrillo, G.; Dray, S.; Forrest, D.; Friendly, M.; Giraudoux, P.; Golicher, D.; Rubio, V.G. & Hausmann, P. 2015. Mapttools: tools for reading and handling spatial objects.
- Blackburn, T. M. & B. A. Hawkins. 2004. Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America. *Ecography* 27:715-724.
- Blackburn, T. M., K. J. Gaston, and N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: A clarification of Bergmann's rule. *Diversity Distrib.* 5:165-174.
- Blackenhorn, W. U., R. C. Stilwell, K. A. Young, C. W. Fox, and K. G. Aston. 2006. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution* 60:2004-2011.
- Bogdanowicz, W. & Owen, R.D. 1996. Landmark-based size and shape analysis in systematics of the Plecotine bats. In: *Advances in morphometrics*. (Marcus et.al., eds.). Pp.489-501. Plenum Press, New York.
- Bogdanowicz, W.; Hulva, P.; Bolfíková, B.C.; Bús, M.M.; Rychlicka, E.; Sztencel-Jablonka, A.; Cistrone, L.; Russo, D. 2015. Cryptic diversity of Italia bats and the role of the Apennine refugium in the phylogeography of the western Palaearctic. *Zool. J. Linn. Soc.* n/a-n/a.
- Bogin, B. & Rios, L. 2003. Rapid morphological change in living humans: implications for modern human origins. *Comp. Biochem. Physiol. Part A*. 136: 71-84.
- Bonaccorso, F. J. & B. K. McNab. 1997 Plasticity in the energetics of the southern blossom bat, *Syconycteris australis*. *J. Mammal.* 78:1073-1078
- Bookstein, F.L. 1977. The study of shape transformation after D'Arcy Thompson. *Math. Biosci.* 34: 177-219.
- Bookstein, F.L. 1989a. Size and shape: a comment on semantics. *Syst. Zool.* 38: 173-180.
- Bookstein, F.L. 1989b. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*. 11: 567-585.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. New York: Cambridge University Press.
- Bookstein, F.L.; Chernoff, B.; Elder, R.L.; Humphries, J.M.; Smith, G.R. & Strauss, R.E. 1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology: the geometry of size and shape change, with examples from fishes*. Philadelphia: Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Publication 15. 277p.
- Briscoe, N. J., A. Krockenberger, K. A. Handasyde, and M. Kearney. 2014. Bergmann meets Scholander: geographical variation in body size and insulation in the cola is related to climate. *J. Biogeog.* 42:791-802.
- Brown, J. H. A. Kodric-Brown, and R. M. Sibly. 2013. On body size and life history of mammals. Pp. 206-234. In: Smith, F.A. and Lyons S.K., eds. *Animal body size: linking pattern and process across space, time, and taxonomic group*. The University of Chicago Press, IL.
- Brown, J.H. & Maurer, B.A. 1989. Body size, ecological dominance, and Cope's rule. *Nature*. 324: 248-250.

- Brown, J.H.; Kodric-Brown, A.; Sibly, R.M. 2013. On body size and life history of mammals. In: Animal body size: linking pattern and process across space, time, and taxonomic group. (Smith & Lyons, eds.). Pp. 206-234. The University of Chicago Press.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2003. Model selection and multimodel inference – A practical information-theoretic approach, 2<sup>a</sup> ed. Fort Collins, Springer, 488p.
- Cardini, A. & Loy, A. 2013. On growth and form in the “computer era”: from geometric to biological morphometrics. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. (online first).
- Carnaval, A.C.Q.; Hickerson, M.J.; Haddad, C.F.B.; Rodrigues, M.T. & Moritz, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. *Science*. 323: 785-789.
- Carroll, S.P.; Hendry, A.P.; Reznick, D.N.; Fox, C.W. 2007. Evolution on ecological time-scales. *Func. Ecol.* 21: 387-393.
- Ceballos, C.P. O. Hernández, M. A. Morales-Bitacourt, and F. Trujillo. 2012. Podocnemis expnasa. Pp. 367-374. in: Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia (Páez, V.P.; Morales- Betacourt, M.A., Lasso, C.A.; Castano-Mora, O.V.; Bock, B. (eds). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Cheverud, J.M. 1982. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*. 36:499-516.
- Clutton-Brock, T. H. & P. H. Harvey. 1983. The functional significance of variation in body size among mammals. Pp. 632–663. in: Eisenberg, J. F and D.G. Kleiman, eds. *Advances in the Study of Mammalian Behavior*. Special Publication of the American Society of Mammalogists, 7
- Colwell, R. K. 2000. Rensch’ rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *The Am. Nat.* 156: 495-510.
- Constantine, D. G. 1970. Bats in relation to the health, welfare, and economy of man. Pp. 320-468. in: Wimsatt, W. A., ed. *Biology of bats*. Academic Press, New York.
- Cooper, N. and A. Purvis. 2010 Body size evolution in mammals: complexity in tempo and mode. *The Am. Nat.* 175:727-738.
- Cox, R. M., S. L. Skelly, and H. B. John-Alder. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57:1653–1669.
- Crespo, J.A.; Vanella, J.M.; Blood, B.J. & de Carlo, J.M. 1961 Observaciones ecológicas del vampiro *Desmodus r. rotundus* (E. Geoffroy) en el norte de Córdoba. *Rev. del Mus. Arg. Cienc. Nat. Ecología*. 6: 131-160.
- Crespo, R. F.; Linhart, S. B.; Burns, R. J.; Mitchell. G. C. 1972. Foraging behavior of the common Vampire bat related to moonlight. *J. Mammal.* 53: 366-368.
- Dale, M.R.T. & Fortin, M-J. 2002. Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology. *Écoscience*. 9: 162-167.
- DelPietro, H.A., N. Marchevsky, and E. Simonetti. 1992. Relative population densities and predation of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in natural and cattle-raising areas in north-east Argentina. *Prev. Vet. Med.* 14:13-20.
- Diniz-Filho, J.A.F. Métodos filogenéticos comparativos. Ribeirão Preto, Holos. 162p.
- Dryen, L. & Mardia, K. V. 1998. Statistical shape analysis. New York: Wiley, 347p.
- Epperson, B.K. 2005. Estimating dispersal from short distance spatial autocorrelation. *Heredity*. 95: 7-16.

- Erickson, J.L. & West, S.D. 2002. The influence of regional climate and nightly weather conditions on activity patterns of insectivorous bats. *Acta Chiropterol.* 4: 17-24.
- ESRI, 2011. ArcGIS Desktop: 9.3. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute
- Evin, A., I. Horáček, I. and P. Hulva. 2011. Phenotypic diversification and island evolution of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus* group) in the Mediterranean region inferred from geometric morphometrics and molecular phylogenetics. *J. Biogeog.* 38:2091–2105.
- Evin, A.; Baylac, M.; Ruedi, M.; Mucedda, M. & Pons, J-M. 2008. Taxonomy, skull diversity and evolution in a species complex of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae): a geometric morphometric appraisal. *Biol. J. of the Linnean Soc.* 95: 529-538.
- Fairbairn, D. J., & R. F. Preziosi. 1994. Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism in the water strider, *Aquarius remigis*. *Am. Nat.* 144:101–108.
- Fairbairn, D. J., W. U. Blanckenhorn, and T. Székely. 2007. Sex, size, and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford Univ. Press, Oxford, U.K
- Fairbairn, D.J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and in females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28:659–687.
- Fernandez, A.; Tablante, A.; Bartoli, F.; Bequin, S. & Aptiz-Castro R. 1998. Expression of biological activity of draculin, the anticoagulant factor from vampire bat saliva is strictly dependent on the appropriate glycosylation of the native molecule. *Biochem. Biophys. Acta.* 1425: 291-299.
- Flemming, T.H.; Hooper, E.T. & Wilson, Don E. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology.* 53: 555-569.
- Frankino, W.A.; Zwaan, B.J.; Stern, D.L. & Brakefield, P.M. 2005. Natural selection and developmental constraints in the evolution of allometries. *Science.* 307: 718–720.
- Freckleton, R. P., P.H. Harvey & M. Pagel. 2003. Bergmann's rule and body size in mammals. *The Am. Nat.* 161:821-825.
- Frydlová, P. & D. Frynta. 2010. A test of Rensch's rule in varanid lizards. *Biol. J. Linn. Soc.* 100:293–306.
- Futuyma, D.J. 2009. *Evolution*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Galetti, M.; R. Guevara, M. C. Côrtes, R. Fadini, S. Von Matter, A. B. Leite, F. Labacca, T. Ribeiro, C. S. Carvalho, R. G. Collevatti, M. M. Pires, P. R. Guimarães Jr., P. H. Brancalion, M. C. Ribeiro, & P. Jordano. 2013. Functional Extinction of Birds Drives Rapid Evolutionary Changes in Seed Size. *Science.* 340:1086-1090.
- Garland Jr, T.; Bennett, A.F. & Rezende, L. 2005. Phylogenetic approaches in comparative physiology. *J. Exp. Biol.* 208: 3015-3035.
- Garland Jr, T.; Harvey, P.H. & Ives, A.R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Syst. Biol.* 41:18-32.
- Gaston, K.J. & T. M. Blackburn. 2000 *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Publishing company.
- Geist, V. 1990. Bergmann's rule is invalid: a reply to J. D. Paterson. *Can. J. Zool.* 68:1613-1615.

- Grant, P.R. & Grant, B. R. 1995. Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution*. 49: 241-251.
- Greenhall, A. M. 1965. Notes on behavior of captive vampire bats. *Mammalia*. 29:441-451.
- Greenhall, A. M. and W. A. Schutt, Jr. 1996. *Diaemus youngi*. *Mammalian Species* 533:1-7.
- Greenhall, A. M.; Joermann, G.; Schmidt, U. 1983. *Desmodus rotundus*, Vampire Bat. *Mamm. Species*. 202: 1-6.
- Greenhall, A.M. & Schmidt, U. 1988. Feeding behavior. In: Natural history of vampire bats (Greenhall, A. M. & U. Schmidt., eds.). Pp. 111-131. CRC Press, FL.
- Greenhall, A.M., U. Schmitdt, and G. Joermann. 1984. *Diphylla ecaudata*. *Mamm. Spec.* 227:1-3.
- Haining, R.P. 2009. Spatial autocorrelation and the quantitative revolution. *Geograp. Analysis*. 41: 364-374.
- Hair, J.H.Jr; Anderson, R.E.; Tatham, R.L. & Black, W.C. 2005. *Análise Multivariada de Dados*. 5ed. Bookman, Porto Alegre, Brazil.
- Hairston, N.G.; Ellner, S.P.; Geber, M.A.; Yoshida, T.; Fox, J.A. 2005. Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. *Ecol. Lett.* 8: 1114-1170.
- Hall, C. A. S., J. A. Stanford, and F. R. Hauer. 1992. The distribution and abundance of organisms as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients. *Oikos*. 65:377-390.
- Hammer Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001 PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontol. Electron.* 4:9.
- Hanken, J. & Hall, B.K. 1993. *The skull: functional and evolutionary mechanisms*. Vol.3. Chicago: University of Chicago Press, 466p.
- Hansen, T. F. & Martins, E.P. 1996. Translating between microevolutionary process and macroevolutionary patterns: the correlation structure of interspecific data. *Evolution*. 50: 1404-1417.
- Harmon, L.; Weir, J.; Brock, C.; Glor, R.; Challenger, W.; Hunt, G.; FitzJohn, R.; Pennell, M.; Slater, G.; Brown, J.; Uyeda, J. & Eastman, J. 2015. Geiger: Analysis of evolutionary diversification. Version 2.0.3.
- Hendrikse, J.L.; Parsons, T.E. & Hallgrímsson B. 2007. Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology. *Evol. Dev.* 9: 393-401.
- Hendry, A.P. & Kinnison, M.T. 1999. Perspective: the pace of modern life: measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution*. 53: 1637-1653.
- Huey, R.B.; Gilchrist, G.W.; Carlson, M.L.; Berrigan, D. & Serra, L. 2000. Rapid evolution of a geographic cline in se in an introduced fly. *Science*. 287: 308-309.
- Humphries, M.M.; Thomas, D.W.; Speakman, J.R. 2002. Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature*. 418: 313-316.
- Husak, J. F. & J. A. McGuire. 2014 Does 'gliding while gravid' explain Rensch's rule in flying lizards? *Biol. J. Linn. Soc.* 113:270-282.
- Huxley, J. 1938 Clines: an auxiliary taxonomic principle. *Nature* 142:210-220.
- Issac, N.J.B.; Jones, K.E.; Gittleman, J.L. & Purvis, A. 2005. Correlates of species richness in mammals: body size, life history, and ecology. *The Am. Nat.* 165: 600-607.
- Jackson, R.B. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical approaches. *Ecology*. 74: 2204-2214.



- James, F.C. 1970. Geographic size variation in birds and it's relationship to climate. *Ecology* 51:365–390.
- Johnston, R. F. & R. K. Selander, R.K. 1973. Evolution in the house sparrow III. Variation in size and sexual dimorphism in Europe and North and South America. *The Am. Nat.* 107:373–390.
- Jones K.E & Purvis, A. 2005. An optimum body size for mammals? Comparative evidence from bats. *Funct. Ecol.* 11: 751-756.
- Jones, J. K. Jr. 1958. Pleistocene bats from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 9:389-396.
- Katzmarzyk, P. T. & W. R. Leonard. 1998. Climatic influences on human body size and proportions: ecological adaptations and secular trends. *Am. J. Phys. Anthrop.* 106:483–503.
- Kendall, D.G. 1977. The diffusion of shape. *Adv. Appl. Prob.* 9: 428-430.
- Kendall, D.G. 1984. Shape-manifolds, Procrustean metrics and complex projective spaces. *Bull. Lond. Math. Soc.* 16: 81-121.
- Kindlman, P., A. F. G. Dixon, and I. D. Lkova. 1999. Does body size optimization result in skewed body size distribution on a logarithmic scale? *The Am. Nat.* 153: 445-447.
- Kinnison, M.T.; Hendry, A.P.; Stockwell, C.S. 2007. Contemporary evolution meets conservation biology II: impediments to integration and application. *Ecol. Research.* (online first).
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources.* 11: 353-357.
- Klingenberg, C.P. 2013. Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy.* (online first).
- Koopman, K.F. 1988. Systematics and distribution. In: *Natural History of Vampire Bats.* (A. M. Greenhall & U. Schmidt, eds.). Pp. 7-17 CRC Press, Boca Ratón.
- Kunz, T. H. & M. B. Fenton. 2005. *Bat Ecology.* The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Kunz, T.H. & Fenton, M.B. 2003. *Bat ecology.* The University of Chicago Press, Chicago, IL. 779p.
- Kunz, T.H., & Parsons, S. 2009. *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*, Second Edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. 920p.
- Kwon, M., and A. L. Gardner. 2007. Subfamily Desmodontinae J. A. Wagner, 1840. Pp.218–224. in: A. L. Gardner, ed. *Mammals of South America. Vol. 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats.* University of Chicago Press, Chicago, IL.
- La Barbera, M. 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20: 97-117.
- Lande, R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution.* 33: 402-416.
- LaVal, R.K. 1970. Banding returns and activity periods of some Costa Rican bats. *SouthWest. Nat.* 15: 1-10.
- Lawing, A.M. & Polly, P.D. 2010. Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. *J. Zool.* 280: 1-7.
- Lee, D. N., M. Papes, and R. A. Van Den Bussche. 2012. Present and Potential Future Distribution of Common Vampire Bats in the Americas and the Associated Risk to Cattle. *PLoS ONE* 7.

- Legendre e Legendre 1998. Structure spatio-temporelle des variables en océanographie: problèmes d'analyse numérique et méthodes d'analyse spatiale. In: Biométrie et océanographie (S. Frontier, ed). Actes Colloq. Biom. Oceanogr. Soc. Fr. Biom.
- Legendre, L. & Legendre, P. 1983. Numerical Ecology. Elsevier, New York.
- Legendre, P. & Fortin, M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*. 80:107-138.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*. 74: 1659-1673.
- Lindenfors, P., J. L. Gittleman, and K. E. Jones. 2007. Sexual size dimorphism in mammals. Pp. 16-26. in: D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn, and T. Székely, eds. Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Lislevand, T., T. Figuerola, and T. Székely. 2007. Avian body sizes in relation to fecundity, mating system, display behaviour and resource sharing. *Ecology* 88:1605.
- Lyman, C.P. & Wimsatt, W.A. 1966. Temperature regulation in the vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Physiol. Zool.* 39: 101-109.
- Lynch, M. 1990. The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of neutral expectation. *Am. Nat.* 136: 727-741.
- Lyons, S.K. & F. A. Smith. 2013. Macroecological patterns of body size in mammals. Pp. 116-145. in: Smith, F. A. and S.K. Lyons, eds. Animal body size: linking pattern and process across space, time, and taxonomic group. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2008. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.5 <http://mesquiteproject.org>
- Manly, B.F.J. 1994. Multivariate Statistical Methods: a primer. 2<sup>nd</sup> ed. Chapman and Hall, London. 208p.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*. 27: 209-220.
- Marcus, L. F.; Hingst-Zaher, E. & Zaher, H. 2000. Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals. *Hystrix: Ital. J. Mammal.* 11: 27-47.
- Martins, E.P. & Hansen, T.F. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *Am. Nat.* 149: 646-667 [Erratum in *Am. Nat.* 153: 448]
- Martins, E.P. 1994. Estimating the rate of phenotypic evolution from comparative data. *Am. Nat.* 144: 193-209.
- Martins, E.P. 1996. Phylogenies, spatial autocorrelation and the comparative method: a computer simulation test. *Evolution*. 50: 175-1765.
- Martins, F.M. & Hubbe, M. 2012. Craniometric diversity of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in Central and South America. *J. Mammal.* 93: 579-588.
- Martins, F.M.; Ditchfield, A.D.; Meyer, D. & Morgante, J.S. 2007. Mitochondrial DNA phylogeography reveals marked population structure in the common vampire bat, *Desmodus rotundus* (Phyllostomidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 45: 372-378.
- Martins, F.M.; Templeton, A.R.; Pavan, A.C.O.; Kohlbach, B.C. & Morgante, J.S. 2009. Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): marked

- population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. *BMC Evol. Biol.* 9: 294
- Massad, E., F. A. Coutinho, M. N. Burattini, P. C. Sallum, and L. F. Lopez. 2001. A mixed ectoparasite-microparasite model for bat-transmitted rabies, *Theor. Popul. Biol.* 60:261-276.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- McCracken, G. F., and J. W. Bradbury. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat, *Phyllostomus hastatus*. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 8:11–34.
- McFarland, W. N. & Wimsatt, W. A. 1969. Renal function and its relation to the ecology of the Vampire Bat, *Desmodus rotundus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 28: 985-1006.
- McNab, B.K. 1973. Energetics and the distribution of vampires. *J. Mammal.* 54: 131-144.
- McNab, B.K. 2002. Minimizing energy expenditure facilitates vertebrate persistence on oceanic islands. *Ecol. Lett.* 5: 693-704.
- Miguel Pinto, L.C. 2009. Genetic diversity of the common vampire bat *D. rotundus* in Ecuador: testing cross-andean gene flow. 60p. Dissertation (Master of Ciencias, Biología) – Texas Tech University, TX.
- Mistry, S. & Moreno-Valdez, A. 2008. Climate change and bats: vampire bats offer clues to the future. *Bats.* 26: 8-11.
- Monteiro, L. R. & Nogueira, M.R. Evolutionary patterns and process in the radiation of phyllostomid bats. *Func. Ecol.* 23: 715-723.
- Monteiro, L.R. & Reis, S.F. 1999. *Princípios de morfometria geométrica*. Holos Editora, Ribeirão Preto. 189p.
- Morgan, G. S. 1991. Neotropical Chiroptera from the Pliocene and Pleistocene of Florida. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 206:176-213.
- Myers P. 1978. Sexual dimorphism in size of vespertilionid bats. *Am. Nat.* 112:701–711.
- Neff, N. & Marcus, L.F. 1980. *A survey of multivariate methods for systematics*. New York. 234p.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, and H. Wagner. 2013. *Vegan. Community Ecology Package*. Version 2.0-10.
- Olalla-Tárraga, M.A. & M. A. Rodríguez. 2007 Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Glob. Ecol. Biogeog.* 16:606-617.
- Olalla-Tárraga, M.A., M. A. Rodríguez, and B. A. Hawkins. 2006. Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. *J. Biogeog.* 33:781-793.
- Olson, D.M.; Dinerstein, E.; Wikramanayake, E.D.; Burgess, N.D.; Powell, G.V.N.; Underwood, E.C.; D'Amico, J.A.; Itoua, I.; Strand, H.E.; Morrison, J.C.; Loucks, C.J.; Allnutt, T.F.; Ricketts, T.H.; Kura, Y.; Lamoreux, J.F.; Wettengel, W.W.; Hedao, P.; Kassem, K.R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience.* 51: 933-938. <https://www.worldwildlife.org/biomes>
- Olson, E.C.; & Miller, R. *Morphological integration*. Chicago, The University of Chicago Press. 379p.
- Orme, D. 2013. The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R .
- Pagel, M. 1992. A method for the analysis of comparative data. *J. Theor. Biol.* 156: 431-442.

- Pagel, M.D., May, R.M. & Collie, and A.R. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *The Am. Nat.* 137: 791-815.
- Paradis, E.; Blomberg, S.; Bolker, B.; Claude, J. Sien, H.; Cuong, H.S.; Desper, R.; Didier, G. Durand, B.; Dutheil, J. Gascuel, J.; Heibl, C.; Lawson, D.; Lefort, V.; Legendre, P.; Lemon, J.; McCloskey, R.; Nylander, J.; Opgen-Rhei, R.; Popescu, A-A.; Royer-Carenzi, M.; Schliep, K. Strimmer, K. & Viene, D. 2015 Ape: analyses of phylogenetics and evolution. Version 3.2.
- Park, K.J.; Jones, G. & Ransome, R.D. 2000. Torpor, arousal and activity of hibernating greater horseshoe bats *Rhinolophus ferrumequinum*. *Funct. Ecol.* 14: 580-588.
- Patricio-Costa 2011. Ecologia molecular de *Desmodus rotundus* (Chiroptera: Phyllostomidae) no Parque Estadual de Campinhos, Paraná, Brasil. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Zoologia) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil.
- Patterson, B.D., Pacheco, V. & Solari, S. 1996. Distributions of bats along a elevational gradients in the Andes of southeast of Peru. *J. Zool. Lond.* 240: 637-658.
- Pedasma, E.; Bivand, R.; Rowlingson, B.; Gomez-Rubio, V.; Hijmans, R.; Sumner, M. MacQueen, D. & O'Brien, J. 2015. Sp: classes and methods for spatial data. Version 1.1-10.
- Perez, S.I.; Lema, V.; Diniz-Filho, J.A.F.; Bernal, V.; Gonzalez, P.N.; Gobbo, D. & Pucciarelli, H.M. 2011. The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: an approach based on spatial regression and divergence rate tests. *J. Biogeog.* 38: 148-163.
- Pessoa L.M. & Dos Reis, S.F. 1991. Cranial intraespecific differentiation in *Proechimys iheringi* Thomas (Rodentia: Echimyidae). *Mammal. Biol.* 56: 34-40.
- Pinheiro, J.; Bates, D.; DebRoy, S.; Sarkar, D. & R Core Team. 2015. Nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. Version 3.1-120.
- Price, S. A., and Hopkins, S.B. 2015. The macroevolutionary relationship between diet and body mass across mammals. *Biol. J. Linn. Soc.*
- Price, S.A. & Hopkins, S.B. The macroevolutionary relationship between diet and body mass across mammals. *Biol. J. Linn. Soc.* 115: 173-184.
- Punzalan D, & D. J. Hosken. 2010. Sexual dimorphism: why the sexes are (and are not) different. *Curr. Biol.* 20: R972–R973.
- Purvis, A. & P. H. Harvey. 1997. The right size for a mammal. *Nature.* 386:332-333.
- Purvis, A., S. A. Fritz, J. Rodriguez, P. H. Harvey, and R. Grenyer. 2011. The shape of mammalian phylogeny: patterns, processes and scales. *Philos. T. Roy. Soc. B.* 366:2462-2477.
- R Development Core Team. 2008. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>
- Raia, P., F. Carotenuto, F. Passaro, D. Fulgione, and M. Fortelius. 2012. Ecological specialization i fossil mammals explain cope's rule. *The Am. Nat.* 179:328-337.
- Rangel, T.F.; Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography.* 33: 46-50.
- Rees, J.W. 1971. Mandibular variation with sex and age in white-tailed deer in Canada. *J. Mammal.* 52:223–226.
- Rensch, B. 1960. Evolution above the species level. Columbia University Press, New York, NY.

- Robinson, J. G. and K. H. Redford. 1986. Body size, diet, and population density of Neotropical forest mammals. *The Am. Nat.* 128:665-680.
- Rodríguez, M. A., I. L. López-Sañudo, and B. A. Hawkins. 2006. The geographic distribution of mammal body size in Europe. *Glob. Ecol. Biogeog.* 15:185-193.
- Rodríguez, M. A., M. A. Olalla-Tárraga, and B. A. Hawkins. 2008. Bergmann's rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere. *Glob. Ecol. Biogeog.* 17:274-283.
- Rohlf, F.J. & Marcus, L.F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trend. Ecol. Evol.* 8: 129-132.
- Rohlf, F.J. 2013. TpsDig2 versão 1.40. New York: State University of New York at Stony Brook, Department of Ecology and Evolution.
- Rohlf, F.J. 2013. TpsRelW versão 1.53. New York: State University of New York at Stony Brook, Department of Ecology and Evolution.
- Rohlf, F.J. 2013. TpsSmall versão 1.29. New York: State University of New York at Stony Brook, Department of Ecology and Evolution.
- Rohlf, F.J. 2013. TpsUtil versão 1.58. New York: State University of New York at Stony Brook, Department of Ecology and Evolution.
- Safi, K., S. Meiri, and K. E. Jones. 2013 Evolution of body size in bats. Pp. 187-205 in: Smith, F. A. and S.K. Lyons, eds. *Animal body size: linking pattern and process across space, time, and taxonomic group*. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Schmidt, U. 1988. Reproduction. Pp. 99-110 in: Greenhall, A. M and U. Schmidt, eds. *Natural history of vampire bats*. CRC Press, FL.
- Schmidt, U. 1995. *Vampirfledermause - Familie Desmodontinae (Chiroptera)*. Die Neue Brehm Bücherei. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Germany.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: Why is animal size so important?* Cambridge University Press, NY.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Why is animal size so important?* Cambridge University Press. 241p.
- Schoener, T. W. 1977. Competition and the niche. Pp. 35–136. in: Gans, C., and D. Tinkle, eds. *Biology of the reptilia*, vol. 4. Academic Press, New York, NY.
- Shine, R. 1988. Evolution of large body size in females: A critique of Darwin's fecundity advantage model. *The Am. Nat.* 131:124-131.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual size dimorphism: a review of the evidence. *Q. Rev. Biol.* 64:419– 461.
- Shingleton, A.W.; Frankino, W.A.; Flatt, T.; Nijhout, H.F. & Emlen, D.J. 2007. Size and shape: the developmental regulation of static allometry in insects. *BioEssays*. 29: 536-548.
- Sibly, R.M., W. Zuo, A. Kodric-Brown, and J. H. Brown. 2012. Rensch's rule in large herbivorous mammals derived from metabolic scaling. *The Am. Nat.* 179:169-177.
- Siegel, A.F. & Benson, R.H. 1982. A robust comparison of biological shapes. *Biometrics*. 38: 341-350.
- Simmons, N. B. 2005. Chiroptera. Pp. 159-174 in: Rose K., and D. Archibald, eds. *Origins of the major clades of placental mammals*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Simmons, N.B. & Conway, T. 2003. Evolution of ecological diversity in bats. In: *Bat Ecology* (Kunz, T., & M. B. Fenton, eds.). Pp. 493- 535. University of Chicago Press, Chicago, IL.

- Simpson, G.G. 1944. Tempo and mode in evolution. The Columbia classic in evolution, New York. 237p.
- Slice, D.E. 2007. Geometric Morphometrics. An. Rev. Anthropol. 36: 261-281.
- Smith, F. A. & S. K. Lyons. 2011. How big should a mammal be? A macroecological look at mammalian body size over space and time. Phil. Trans. Roy. Soc. Lon. B. 366:2364-2378.
- Smith, F.A., J. L. Betancourt, and J. H. Brown. 1995. Evolution of body size in the woodrat over the past 25,000 years of climate-change. Science. 270: 2012-2014.
- Smith, F.A.; Boyer, A.G.; Brown, J.H.; Costa, D.P.; Dayan, T.; Ernest, S.K.M.; Evans, A.R.; Fortelius, M.; Gittleman, J.L.; Hamilton, M.J.; Harding, L.E.; Lintulaakso, K.; Lyons, S.K.; McCain, C.; Okie, J.G.; Saarinen, J.J.; Sibly, R.M.; Stephens, P.R.; Theodor, J. & Uhen, M.D. 2010. The evolution of maximum body size of terrestrial mammals. Science. 330: 1216-1219.
- Smith, F.A.; Brown, J.H.; Haskell, J.P.; Lyons, S.K.; Alroy, J.; Charnov, E.L.; Dayan, T.; Enquist, E.J.; Ernest, S.K.M.; Hadly, E.A. Jones, K.E.; Kaufman, D.M.; Marquet, P.A.; Maurer, B.A.; Niklas, K.J.; Porter, W.P.; Tiffney, B. & Willig, M.R. 2004. Similarity of Mammalian body size across the taxonomic hierarchy and across space and time. Am. Nat. 163: 672-691.
- Spicer, G.S. 1993. Morphological evolution of the *Drosophila virilis* species group as assessed by rate tests for natural selection on quantitative characters. Evolution. 47: 1240-1254.
- Stamps, J.A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. Pp. 169–204 in: Huey, R.B., E.R. Pianka, and T.W. Schoener. Lizard ecology: studies of a model organism. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Stephens, P.R. & Wiens, J. J. 2009. Evolution of sexual size dimorphisms in emydid turtles: ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. Evolution 63:910-925.
- Stevens, R.D. 2013. Gradients of bat diversity in Atlantic Forest of South America: environmental seasonality, sampling effort and spatial autocorrelation. Biotropica. 45: 764-770.
- Stevens, R.D.; Willig, M.R. & Strauss, R.E. 2006. Latitudinal gradients in the phenetic diversity of New World bat communities. Oikos. 112: 41-50.
- Stillwell, R. C. 2010. Are latitudinal clines in body size adaptive? Oikos. 119:1387-1390.
- Stillwell, R.C. & Davidowitz, 2010. Sex differences in phenotypic plasticity of a mechanism that controls body size: implication for sexual size dimorphism. Proc. R. Soc. Lond. B. 277: 3819-3826.
- Stockwell, C.A.; Hendry, A.P. & Kinnison, M.T. 2003. Contemporary evolution meets conservation biology. Trend. Ecol. Evol. 18: 94-101.
- Storz, J. F., H. R. Bhat, and T. H. Kunz. 2000. Social structure of a polygynous tent-making bat, *Cynopterus sphinx* (Megachiroptera). J. Zool. (London) 251:151–165.
- Storz, J.F.; Bhat, H.R. & Kunz, T. H. 2001. Genetic consequences of polygyny and social structure in an indian Fruit bat, *Cynopterus sphinx*. I. Inbreeding, outbreeding, and Population subdivision. Evolution. 55: 1215-1223.
- Suárez, W. 2005. Taxonomic status of the cuban vampire bat (Chiroptera: Phyllostomidae: Desmodontinae: *Desmodus*). Carib. J. of Science. 41:761-767.
- Swartz, S. M., P. W. Freeman, and E. F. Stockwell, 2003. Ecomorphology of bats: Comparative and experimental approaches relating structural design to ecology.

- Pp. 257-300. in: Kunz, T. H., and M. B. Fenton, eds. Bat ecology. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Székel, T., R. P. Freckleton, and J. D. Reynolds. 2004. Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. PNAS. 101:12224-12227.
- Sztencel-Jablonka, A.; G. Jones; W. Bogdanowicz. 2009. Skull morphology of two cryptic bat species: *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus* - a 3D geometric morphometrics approach with landmark reconstruction. Acta Chiropt. 11: 113-126.
- Tabachnick, B.G. & Fidell, L.D. 2001. Using Multivariate statistics. 5ª edição. Michigan: Allyn ad Bacon, 966p.
- Thomas, G. H., S. Meiri, and A. B. Phillimore. 2009. Body size diversification in anolis: novel environment and island effects. Evolution. 63: 2017-2030
- Tomassini, A.; Colangelo, P.; Agnelli, P.; Jones, G. & Russo, D. 2013. Cranial size has increased over 133 years in a common bat, *Pipistrullus kuhlii*: a response to changing climate or urbanization? J. Biogeog.41: 944-953.
- Trajano, E. 1981. Padrões de distribuição e movimentos de morcegos cavernícolas no Vale do Rio Ribeira de Iguape, São Paulo. Dissertation (Master of Zoology) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade de Sao Paulo, Sao Paulo, Brazil.
- Trajano, E. & de Vivo, M. *Desmodus draculae* Morgan, Linares and Ray, 1988, reported for Southeastern Brasil, with paleoecological comments (Phyllostomidae, Desmodontinae 1991). Mammalia 55:456-559.
- Turner, D.C. 1975. The Vampire Bat: a field study in behavior and ecology. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. 145p.
- Tuttle, M.D. 1988. Introduction to the Natural History of Vampire Bats. In: Natural history of vampire bats (Greenhall, A. M. & U. Schmidt, eds.). Pp. 1-6. CRC Press, Florida.
- Uieda, W. 1987. Morcegos hematófagos e a raiva dos herbívoros no Brasil. Pp. 13-29. in: Anais do Seminário de Ciências da Faculdades Integradas de Uberaba (FIUBE).
- Villa-R., B. 1966. Los murciélagos de Mexico. Instituto de Biologia, Universidad Nacional de Mexico, Mexico.
- Viscosi, V. & Cardini, A. 2001. Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: a simplified protocol for beginners. PLOS one. 6: 1-20.
- Voigt, C.; & Kelm, D.H. 2006. Host preference of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*; Chiroptera) assessed by stable isotopes. J. Mammal. 87:1-6.
- Watt, C., S. Mitchell, and V. Salewski. 2010. Bergmann's rule: a concept cluster? Oikos. 119:89-100.
- Wikelski, M. 2005. Evolution of body size in Galapagos marine iguanas. Proc. Roy. Soc. B. 272:1985-1993.
- Wilkinson, G. S., F. Breden, J. E. Mank, M. G. Ritchie, A. D. Higginson, J. Radwan, J. Jaquiere, W. Salzburger, E. Arriero, S. M. Barribeau, P. C. Phillips, S. C. P Renn, L. Rowe. 2015. The locus of sexual selection: moving sexual selection studies into the post-genomics era. J. Evol. Biol. 28:739-755.
- Wilkinson, G.S. 1985. The social organization of the common vampire bat. II. Mating system, genetic structure, and relatedness. Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 123-134.
- Wilkinson, G.S. 1990. Food sharing in vampire bats. Scientif. Am. 262: 64-70.
- Willig M.R.; Lyons, S.K. & Stevens, R.D. 2009. Spatial methods for the macroecological study of bats. In: Ecological and Behavioral methods for the study of bats. (Kunz & Parsons, eds.). 2ª edição. Pp. 216-245. The Johns Hopkins University Press.

- Willig, M. R., S. K. Lyons, and R. D. Stevens. 2009. Spatial methods for the macroecological study of bats. Pp. 216-245. in: Kunz, T. H., and Parsons, S., eds. Ecological and Behavioral methods for the study of bats. 2nd edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Willis, EO. 1992. Zoogeographical origins of eastern Brazilian birds. *Ornit. Neotrop.* 3: 1-15.
- Wimsatt, W.A. & Guerriere, A. 1962. Observations on the feeding capacities and excretory functions of captive vampire bats. *J. Mammal.* 43: 17-27.
- Zelditch, M.L.; Swiderski, D. L.; Sheets, H. D. & Fink, W. L. 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: a Primer. London: Elsevier Academic Press. 443p.